Br 3835

Revue Trimestrielle
Tome 29 – Fascicule 1-2
Mars-Juin 1998

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 0395-7217

2 1 AOUT 1998

Source : MNHN

Source : MNHN

P. 3835

Revue Trimestrielle
Tome 29 – Fascicule 1-2
Mars-Juin 1998

ÉCOLOGIE

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00029131 9

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
Association reconnue d'utilité publique
ISSN 0395-7217

BIBL. DU MUSÉUM PARIS
Source : MNHN

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

e-mail : ecologie@worldnet.fr – Http // home.worldnet.fr/ecologie/

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Écotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes Cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Écologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse cedex.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chicoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Égypte.

F. MALAISSE, Laboratoire d'Écologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

P. SILAN, UMR-CNRS 5555, "Biologie des Populations d'Helminthes Parasites" Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université de Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043, USA.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

ÉDITEUR

L. PALKA, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

e-mail : ecologie@worldnet.fr – Http // home.worldnet.fr/ecologie/

COMITÉ DE RÉDACTION

R. BARNABÉ, P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA, P. SILAN

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Source : MNHN

GRENOBLE 1
UNIVERSITE
JOSEPH FOURIER
SCIENCES. TECHNOLOGIE. MEDECINE

CEMAGREF

Laboratoire des
Ecosystèmes alpins

REGION RHÔNE-ALPES

VÉGÉTATION ET SOLS DE MONTAGNES DIVERSITÉ, FONCTIONNEMENT ET ÉVOLUTION

MOUNTAIN VEGETATION AND SOILS DIVERSITY, FUNCTION AND EVOLUTION

Colloque en l'honneur des Professeurs
Paul OZENDA et Bernard SOUCHIER

Grenoble (France)
8-13 juillet 1996

Source : MNHN

SOMMAIRE
— *CONTENTS* —
VOLUME 29, 1998

SECTION I : DIVERSITÉ DES ÉCOSYSTÈMES DE L'ARC ALPIN

Conférences :

OZENDA (Paul).– Un modèle biogéographique alpin est-il généralisable à d'autres chaînes holarctiques ? **13**

SOUCHIER (Bernard).– Diversité écosystémique des montagnes alpiennes. Comparaison Alpes-Apennins-Carpates-Caucase **23**

Communications :

ADAM (Monica).– The significance of the climatic transition zone for beech and spruce distribution in the swiss Alps ... **37**

BAIZE (Denis) & ROQUE (Jacques).– Les sols des alpages du Beaufortain (Alpes françaises). Cartographie et particularités **43**

BORNAND (M.) & LEGROS (J.P.).– Principes de la cartographie des pédopaysages dans les Alpes **49**

BOUNEMOURA (Zahia), LAMBERT (Karine), CADEL (Gérard), CHOLER (Philippe), MANNEVILLE (Olivier) & MICHALET (Richard).– Influence des facteurs édapho-climatiques sur la distribution des pelouses alpines dans le massif du Galibier (Alpes françaises) **53**

CIOLLI (Marco) & ROMAGNONI (Elisabetta).– Typologie forestière d'une vallée du Trentin Sud Ouest : Val del Leno **59**

CREDNER (Barbara), HUTTL (Carola) & ROGNER (Konrad).– The formation and distribution of soils and vegetation at the zugspitzplatt (Bavaria, Germany) related to climiate, aspect and geomorphology **63**

DELPECH (René).– Le diagnostic phytosociologique appliqué des communautés herbacées d'altitude : exemple dans les Alpes du Nord et le Massif Central français **67**

ERSCHBAMER (Brigitta), NARDI (Serenella) & DIBONA (Dino).– À propos de quelques groupements végétaux et sols spécifiques dans les Dolomites **73**

GAIFFE (Michèle).– Effet de l'organisation porale des roches sur l'évolution des sols. Exemples jurassiens **77**

HUTTL (Carola).– The influence of different soil types and associations of vegetation on limestone solution in a high-mountainous regions (Zugspitzplatt, Wettersteingebirge, Deustchland) **83**

JOUD (Didier), PACHE (Gilles), BOISSIER (Jean-Michel), PELTIER (Jean-Paul), SOUCHIER (Bernard) & BRUN (Michel).– Stations forestières sur sols hydromorphes des préalpes nord-occidentales et de l'avant-pays (France) **89**

LEBRETON (Philippe).– La Prodelphinidine, révélateur de la diversité du genévrier nain. Incidences biosystématiques et écologiques. **95**

MICHALET (Richard), CADEL (Gérard), JOUD (Didier), PACHE (Gilles), PAUTOU (Guy) & RICHARD (Lucien).– Synthèse phytoécologique des forêts de l'arc alpin **99**

PEDROTTI (Franco).– La cartographie géobotanique des biotopes du Trentin (Italie) **105**

REYNIER (Philippe).– Les relations sols-végétations en Haute-Ubaye et Queyras. À l'étage alpin sur schistes lustrés **111**

RICHARD (Lucien).– Biodiversité dans l'Espace Mont-Blanc. Enjeux d'aménagements **117**

VERGER (Jean-Pierre).– Rôles respectifs de la roche et du climat dans la répartition des groupements végétaux en montagne. Exemple du Val d'Aoste, Italie **123**

SECTION II : ÉCOSYSTÈMES D'AUTRES CHAÎNES MONTAGNEUSES

Conférences :

HOLTEN (Jarle I.).– Vertical distribution patterns of vascular plants in the fennoscandian mountain range **129**

NAKOUTSRICHVILI (G.) & OZENDA (Paul).– Aspects géobotaniques de la haute montagne dans le Caucase. Essai de comparaison avec les Alpes **139**

Communications :

BIONDI (Edoardo) & CALANDRA (Rolando).– La cartographie phytoécologique du paysage **145**

DOBREMEZ (Jean-François) & VIGNY (Françoise).– Flore, étages de végétation et domaines biogéographiques en Himalaya **149**

DONIȚĂ (Nicolae) & IVAN (Dona).– Sur la biodiversité des carpates de la Roumanie **155**

DOWGIALLO (Giuseppina), ROSSI (Graziano) & TOMASELLI (Marcello).– Vegetation and soil diversity in the areas above timberline of the Tuscan-Emilian Apennines (N. Italy) **159**

EL ALAOUI (Moulay Driss).– Diversité phytoécologique des écosystèmes forestiers du bassin versant d'Ahansal (Haut Atlas calcaire - Maroc) **163**

GAUQUELIN (Thierry), BERTAUDIERE (Valérie), MONTES (Nicolas), SAVOIE (Jean-Marie) & BADRI (Wadii).– Cycle biogéochimique et hétérogénéité édaphique des groupements forestiers préssteppiques de genévriers thurifères du Haut Atlas de Marrakech (Maroc) **177**

KLEIN (Jean-Claude) & LACOSTE (Alain).– L'étagement de la végétation dans le massif de l'Alborz central (Iran) : essai de comparaison avec celui du système alpin et des montagnes méditerranéennes **181**

REMAURY (Mireille), GAUQUELIN (Thierry) & DAGNAC (Joseph).– Podzols de formations subalpines à pins à crochets dans les Pyrénées (France) **187**

ROSSI (Graziano), DOWGIALLO (Giuseppina) & TOMASELLI (Marcello).– Cartographic vegetation-soil relationships within a glacial cirque in the Northern apennines (N-Italy) **193**

Source : MNHN

RUBIO (Augustin), ESCUDERO (Adrian) & GAVILAN (Rosario).– The relationships between floristic and edaphic patterns in managed chesnut stands (extremadura, W Spain) 197

ŠUGAR (Ivan).– Les plantes steppiques dans la flore et dans la végétation des régions Dinariques de Croatie 201

TOUBAL (Abderrahmane) & TOUBAL (Oumessaad).– Rochemère et végétation du Massif de l'Edough : segment de la chaîne alpine de l'Algérie orientale 207

VENANZONI (Roberto), KWIATKOWSKI (Wlodzimierz) & CALANDRA (Rolando).– The role of geomorphology on the diversification and distribution of the landscape at the natural reserve of Torrichio mountain (Central Apennine, Italy) 215

YOURKOVSKAJA (Tatjana).– La structure de la végétation des tourbières dans les montagnes de Taïga du Nord en Russie européenne 221

ZUPANČIČ (Mitja) & SELIŠKAR (Andrej).– Vergleich zwischen den Berggesystemen der Alpen und der Dinariden Sloweniens 227

SECTION III : ÉVOLUTION DES ÉCOSYSTÈMES

Conférences :

BURGA (Conradin A.).– Late and post-glacial immigration patterns of some important plant species in Switzerland ... 233

OSWALD (Helfried).– Évolution des peuplements forestiers dans l'étage subalpin : les forêts à base de Pin cembro (*Pinus cembra* L.) 239

Communications :

ANDRE (Jean).– Fondation, stabilité, cohabitation et substitution en milieu subalpin 247

ANFODILLO (Tomasso), CARRER (Marco) & RENTO (Stephano) & URBINATI (Carlo).– Long and short term growth dynamics of *Picea abies* (L.) Karst, *Larix decidua* Mill., *Pinus cembra* (L.) and climatic factors : first results of an integrated study at the timberline in Eastern Italian Alps 253

ASTA (Juliette).– Brève histoire de la lichénologie dans les Alpes françaises Nord-Occidentales 261

BACHEREAU (Frédéric) & ASTA (Juliette).– Effects of solar ultraviolet radiation in high altitude on the phenolic compounds contents of *Cetraria islandica* (L.) Ach. (Terricolous lichen) 267

BAUMLER (Rupler).– Impact of forest interventions on the water regime and water quality of mountain forest ecosystems in the Bavarian Alps 271

CARCAILLET (Christopher), TALON (Brigitte) & BARBERO (Marcel).– *Pinus cembra* et incendies pendant l'Holocène, 300 m au-dessus de la limite actuelle des arbres dans le massif de la Vanoise (Alpes du Nord-Ouest) 277

DIDIER-FELTGEN (Lydie) & BRUN (Jean-Jacques).– La cartographie phyto-morphologique, un outil d'analyse structurelle et fonctionnelle de l'écotone supraforestier 283

GILLET (François), DOUARD (Romain), HAVLICEK (Elena) & GALLANDAT (Jean-Daniel).– Analyse de l'organisation spatiale des phytocénoses de pâturages boisés 289

KLIMO (Emil).– Stress conditions of a man-made Norway spruce (*Picea abies* Karst.) pure stand established outside its natural range in the region of the Drahanská Uplands 297

KLUG-PÜMPEL (Brigitte) & SCHARFETTER (Gabriele).– Tourism and Subalpine Vegetation : Is there a Way out of the Conflict. Economy-Ecology ? 301

PETITCOLAS (Véronique) & ROLLAND (Christian).– Comparaison dendroécologique du mélèze, du pin cembro et du pin à crochets dans l'étage subalpin du Briançonnais (Haute-Alpes, France) 305

PORTECOP (Jacques) & LUREL (Félix).– Recolonisation végétale postéruptive en montagne tropicale insulaire. Le cas de la Soufrière de Guadeloupe : 1977-1996 311

SANDOZ (Henri), BARBERO (Marcel) & SOLICHON (Jean-Marie).– Évolution et devenir des Mélézeins dans les Alpes Maritimes (Alpes du Sud- France) suite au déclin des activités anthropozoogènes en haute montagne 317

THINON (Michel) & TALON (Brigitte).– Ampleur de l'anthropisation des étages supérieurs dans les Alpes du Sud : données pédoanthracologiques 323

VALLAURI (Daniel).– Towards a long term ecological framework for forest restoration programs. an illustration from restoration for erosion control on badlands in south-western Alps (France) 329

SECTION IV : APPROCHE FONCTIONNELLE DES ÉCOSYSTÈMES

Conférences :

BONNEAU (Maurice), COLIN-BELGRAND (Micheline), DAMBRINE (Etienne), JUSSY (Jean-Hughes), NYS (Claude) & RANGER (Jacques).– Le Cycle de l'azote dans les forêts de montagne sur sol non carbonaté 333

DUPOUEY (Jean-Luc), BECKER (Michel), BERT (Didier), CADEL (Gérard), LEFEVRE (Yves), PICARD (Jean-François) & THIMONIER (Anne).– Évolution récente des sols, de la végétation et de la productivité des forêts de montagne françaises 341

Communications :

DESPLANQUE (Carole), ROLLAND (Christian) & MICHALET (Richard).– Dendroclimatologie comparée du sapin et de l'épicéa dans les zones internes des vallées alpines nord-occidentales (France et Italie) 351

GAUTHIER (Perrine) & BEDECARRATS (Alain).– Recherche d'écotypes alpins chez deux poacés *Dactylis glomerata* et *Poa alpina* par des transplantations réciproques et la culture site commun 357

HAVLICEK (Elena) & GOBAT (Jean-Michel).– Les formes d'humus, révélatrices du fonctionnement de l'écosystème. un exemple des pâturages boisés du Jura suisse 363

IOVINO (Francesco), CINNIRELLA (Sergio), VELTRI (Antonella) & CALLEGARI (Giovanni).– Processus hydriques dans des écosystèmes forestiers 369

KARRER (Gerhard) & ENGLISCH (Michael).– Patterns of Humus Forms and Vegetation in Managed Norway Spruce Ecosystems at Hochwechsel (Austria) 377

LEXER (Manfred J.) & HONNINGER (Karl).– Defining the physiological amplitude of alpine tree species using the com-

Source : MNHN

bined network of forest inventory, soil and meteorological data 383

LJUBENOVA (Mariana L.) & BONDEV (Ivan A.).– Overground annual production and biomass of oak forests in the Balkan mountains 387

LUCOT (Eric), KLEIN (Didier), SOKOLOVSKA (Maria G.) & BADOT (Pierre-Marie).– Les modes de transferts de césium-137 à l'échelle de la toposéquences dans les écosystèmes montagnards : l'exemple de la vallée de Levi Iskar dans le Massif de Rila (Bulgarie) 393

PELTIER (Jean-Paul) & MARIGO (Gérard).– Tolérance du frêne commun (*Fraxinus excelsior*) à la sécheresse 399

PORNON (André), DOCHE (Bernard) & ESCARAVAGE (Nathalie).– Cycle interne de l'azote dans une nanophanérophyte subalpine (*Rhododendron ferrugineum* L.) se développant sur sols pauvres (Alpes septentrionnales françaises) .. 403

POSZWA (Anne), DAMBRINE (Étienne), POLLIER (Benoît) & FICHTER (Jorg).– Mise en évidence directe de l'acidification d'un sol forestier à Aubure (bassin versant du Strengbach) 407

RANGER (Jacques), MARQUES (Renato), GELHAYE (Dominique), BIENAIME (Séverine), GELHAYE (Louisette), POLLIER (Benoît) & KOERNER (Waltraud).– La dynamique du fonctionnement minéral d'une plantation de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Franco) dans le Beaujolais 411

ROLLAND (Christian) & SCHUELLER (Jeanne).– Dendroclimatological synthesis on mountain pine (*Pinus unicinata* Mill. ex Mirb.) in the Pyrenees and the Alps 417

ROVERA (Georges).– Végétation et dissolution du gypse en milieu subalpin et alpin : l'exemple du Massif de la Plagne (Tarentaise, savoie) 423

SCHLUSSEL (André) & THEURILLAT (Jean-Paul).– Phenology of *Rhododendron ferrugineum* L. in two altitudinal gradients of the Valaisian Alps (Switzerland) 429

TRIBUNES 435

COMITE D'ORGANISATION

Juliette ASTA, Jean-Pierre GUICHARD, Chantal MAQUET, Richard MICHALET, Guy PAUTOU, Jean-Paul PELTIER et Lucien RICHARD : Laboratoire Écosystèmes Alpins. Jean-Jacques BRUN : CEMAGREF Grenoble.

MEMBRES DU COMITÉ D'HONNEUR

J. BARTHOLOMEW (Royaume-Uni), D. BLOCH (France), J. DEBELMAS (France), N. DONIȚĂ (Roumanie), R. DOUCE (France), Ph. DUCHAUFOUR (France), C. FAVARGER (Suisse), J.-M. GEHU (France), M. GUINOCHET (France), H. GUMUCHIAN (France), L. LLIBOUTRY (France), F. MONTACCHINI (Italie), A. NEMOZ (France), G. PEDRO (France), F. PEDROTTI (Italie), Ch.-P. PEGUY (France), R. PINOIT (France), P. QUEZEL (France), F. RAMADE (France), S. RIVAS-MARTINEZ (Espagne), H. SCHIECHTL (Autriche), R. SCHNELL (France), M. SONESSON (Suède), G. VACHAUD (France), J.-.VEDY (Suisse), T. YOURKOVSKJA (Russie), M. ZUPANČIČ (Slovénie).

MEMBRES DU COMITÉ SCIENTIFIQUE

M. BARBERO (France), I. BARBU (Roumanie), A. BAUDIERE (France), E. BIONDI (Italie), W.E.H. BLUM (Autriche), I.A. BONDEV (Bulgarie), M. BONNEAU (France), R. CARBIENER (France), E. DAMBRINE (France), H. DECAMPS (France), R. GRUFFAZ (France), M. HILL (Royaume-Uni), A. LACOSTE (France), J.-P. LEGROS (France), G. LUPASCU (Roumanie), O. M'HIRIT (Maroc), G.P. MONDINO (Italie), R. MOREAU (France), A. MOREL (France), G. NAKHOUTSRICHVILI (Géorgie), H. OSWALD (France), S. PIGNATTI (Italie), J. PORTECOP (France), V. QUINTANILLA (Chili), J.-Cl. RAMEAU (France), J.-L. RICHARD (Suisse), M. ROBERT (France).

Source : MNHN

LISTE DES PARTICIPANTS AU COLLOQUE

"Végétation et sols de montagne"

GRENOBLE, 8 au 13 juillet 1996

ADAM Monika
Aussiger Wende 6B, 30559 Hannover, Deutschland ; tél/fax: (49) 511.52.27.24

AIME Serge
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex (France). Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3707 ou 4476 ; Fax : (33) 04.76.51.44.63 ; serge.aime @ujf-grenoble.fr.

ANDRE Jean
Université de Savoie, Dynamique des Écosystèmes d'Altitude - CISM, - 73376 Le Bourget-du-Lac cedex (France). Tél. (33) 04.79.75.88.68 ; Fax : 04.79.75.88.80.

ANFODILLO Tommaso
Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-Forestali, Via Strada Romea 16 - I-35020 Legnardo (PD), Italie. Tél. (39) 49 82 726 97 ; Fax : (39) 49.82.726.86.

ASTA Juliette
Université Joseph Fourier, Centre de Biologie Alpine, "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex 9, France. Tél. (33) 04.76.51. 46.00 poste 3623 ; Fax (33) 04.76.51.44.63.

BABAD Géraldine
Université de Savoie, Dynamique des Écosystèmes d'Altitude - CISM - 73376 Le Bourget-du-Lac cedex, France. Tél. (33) 04.79.75.88.91 ; Fax 04.79.75.88.80.

BACHASSON Bernard
Lycée Agricole de Poisy - 74330 Poisy, France.

BACHEREAU Frédéric
Université Joseph Fourier, "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex 9, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3623 ; Fax (33) 04.76.51.44.63.

BAIZE Denis
INRA, Unité de Sciences du Sol - SESCPF - 45160 Ardon, France. Tél. (33) 02.38.41.78.40 ; Fax (33) 02.38.41.78.69.

BARBU Ion
Statiunea Experimentala de Cultura Molidului, Calea Bucovinei 73 - 5950 Campulung (Roumanie).

BARTHELON Claude
ONF. 9, quai Créqui, 38000 Grenoble, France.

BARTHOLOMEW John
26, Braid Farm Road - Edimbourg EH10 GLF Écosse, U.K. Tél. (44) 0131.447.26.55.

BARTOLI Michel
ONF, 23 bis, boulevard Bon Repos - 31000 Toulouse, France.

BÄUMLER Rupert
Lehrstuhl für Bodenkunde Technische Universität Munchen - D-85350 Freising (Allemagne). Tél. 49/8161.71.42.06 ; Fax 49/8161/ 714466.

BEDECARRATS Alain
CEMAGREF, BP 76 - 38402 Saint-Martin d'Heres Cedex, France. Tél. (33) 04.76.76.27.57.

BELONOVSKAJA. Elena A.
Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Staromonetny per., 29 - 109017 Moscow, Russie. Tél. 7/095/2381822 ; Fax 7/095/2302090.

BIONDI Edoardo
Dip.di Biotecnologie Agr., Università degli Studi di Ancona, Via Brecce Bianche - I-6013l Ancona, Italie. Tél. (39) 71-220.48.59 ; Fax (39) 71-220.48.58.

BLIGNY Richard
Laboratoire de Physiologie Cellulaire Végétale, DBMSCENG, BP 85 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.88.43.66 ; Fax 04.76.88. 50.91.

BLUM Winfried E.H.
Secrétaire Général de l'Association Internationale du Sol, Universitaet fuer Bodenkultur, Gregor Mendel Strass 33 - A-1180 Wien, Autriche. Tél. 43.1.310.60.26 ; Fax 43.1.310.60.27.

BOISSIER Jean-Michel
La Combe - 73230 Les Deserts, France.

BONDEV Ivan A.
Botaniceskij Institut ul. Akad. Bontshev - 1113 Sofia, Bulgarie. Tél. (40) 72.64.87 ou 713.21.50.

BONNEAU Maurice
Inspecteur Général du GREF, INRA-CRF, Sol, Microbiologie et Nutrition des Arbres - Champenoux - 54280 Seichamps, France. Tél. (33) 03.83.39.40.75 ou 40 41 ; Fax (33) 03.83.39. 40.69.

BOREL Jean-Luc
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04 76.63 56.24 ; Fax (33) 04.76.51.44.63 ; jean-luc.borel@ujf-grenoble. fr.

BORNAND Michel
INRA-ENSA, UFR de Sciences du Sol, 2, Place Pierre Viala - 34060 Montpellier cedex 1, France. Tél. INRA (33) 04.67.61.25.45 ; Fax (33) 04.67.63.26.14.

BOUNEMOURA Zahia
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3618 ; Fax 04.76.51.44.63.

BRUN Jean-Jacques
CEMAGREF, BP 76 - 38402 Saint-Martin d'Heres, France. Tél. (33) 04.76.76.27.79 ; Fax 76.51.38.03.

BUREAU Fabrice
IATE Pédologie, EPFL DGR/GR Ecublens - CH-1015 Lausanne (Suisse). Tél. 41/21.693.47.38 ; Fax 41/21.693.56.70.

BURGA Conradin A.
Universität Zürich-Irchel, Geographisches Institut, Winterthurerstrasse 190 - CH-8057 Zürich (Suisse). Tél. 41.1.257.51.68 ; Fax 41.1/257.40.04.

CACOVEANU Horia-Lucian
Calea Victoriei, 11 - Bl C2 Ap. 38-3350-TURDA (Roumanie). Tél. 64/32.45.79 ; Fax 40/64/ 19.59.54.

CADEL Gérard
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.49.40 ; Fax (33) 04.76.51.444.63 .

CALABRESE Maria
Istituto Sperimentale Assestamento Forestale e Alpicoltura, Piazza Nicolini, 6, I-38050 Villazzano di Trento, Italie. Tél. 39.461.92. 42.48. Fax 39.461.91.46.51.

CALANDRA Rolando
Istituto di Pedologia, Facultà di Agraria, Borgo XX Gingno - I-06100 Perugia, Italie. Tél. 39 (75) 505.64.51 ; Fax 39 (75) 583.74.35.

CALMET Claire
ENS, 45, rue d'Ulm - 75005 Paris, France ; calmet @horus.ens.fr.

CAMARET Sylvaine
Université de Savoie, Dynamique des Écosystèmes d'Altitude - CISM - 73376 Le Bourget-du-Lac cedex, France. Tél (3) 04.79.75.88.91 ; Fax (33) 04.79.75.88.80.

CARBIENER Roland
64, rue Principale - 67150 Daubensand, France ; Fax (33) 03.88.98.43.89.

CARCAILLET Christopher
Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie, Laboratoire de Botanique et d'Écologie Méditerranéenne ERS 1152, Case 461 - FST St-Jérôme - 13397 Marseille cedex 20, France. Tél. 03.91.28.85.36 ; Fax 91.28.80.51.

CARRER Marco
Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-Forestali, Via Strada Romea 16, AGRIPOLIS - I-35020 Legnaro (PD), Italie. Tél. 00.39.49.827. 26.86 ; Fax 39.49.827.26.97, E-mail : anfodill@ ipdunidx.unipd.it

CHAFAI Djamila
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3646 ; Fax 04.76.51.44.63.

CHAUVIN Christophe
CEMAGREF - Forêts de Montagne, BP 76 - 380402 Saint-Martin d'Hères, France. Tél. 76.76.27.27 ; Fax (33) 04.76.51.38.03.

Source : MNHN

CHIFU Teodor
Academia Romana. Université d'Iasi "Al. Cuza", Faculté de Biologie, Grupul de Pedologie, Bd Copou. Nr. 20A - 6600 Iasi, Roumanie. Tél. 32.14.75.40,162; Fax 40 98146 330.

CHOLER Philippe
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3704; Fax 04.76.51.44.63.

CINNIRELLA Sergio
CNR - Institut of Forest Ecology and Hydrology, Via Volta 106 C - I-87030 Rende (Italie). Tél. 39.984.83.73.23; Fax 39.984.83.86.25 ; cinni@area.cs.cnr.it.

CIOLLI Marco
Università di Trento, Dipartimento di Ingegneria Civile ed Ambientale, Via Mesiano 77 - I-38050 Mesiano (TN) (Italie). Tél.39.461.88.26.78 ; Fax 39.461.88.26.72.

COLLAS André
Directeur Départemental de l'ONF, BP 657 - 73006 Chambéry cedex, France. Tél. (33) 04.79.69.78.45; Fax (33) 04.79.96.31.73.

CORCKET Emmanuel
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3704; Fax 04.76.51.44.63.

COUHERT Bernard
Directeur Départemental de l'ONF, 9, quai Créqui - 38026 Grenoble cedex, France. Tél. 76.86.39.76; Fax (33) 04.76.87.47.04.

COURBAUD Benoît
CEMAGREF - Forêts de Montagne, BP 76 - 380402 Saint-Martin d'Hères , France. Tél. 76.76.27.27; Fax 76.51.38.03.

CREDNER Barbara
Institut für Geographie der LMU München, Luisenstr. 37, 80333 München, Germany.

DALMAS Jean-Pierre
Conservatoire Botanique National Alpin, Domaine de Charance - 05000 Gap, France. Tél. (33) 04.92.53.56.82; Fax (33) 04.92.51.94.58.

DARINOT Fabrice
Parc National de la Vanoise, BP 705 - 73007 Chambéry cedex, France Tél. 04 79.62.30.54 ; Fax 04.79.96.37.18

DE BOCK Françoise
Université Joseph Fourier, "Écosystèmes de Montagne", BP 53 - 38041 Grenoble cedex 9, France. Tél. (33) 04.76.51.44.56; Fax 04.76.51.44.56.

DELCROS Philippe
CEMAGREF, BP 76 - 38402 Saint-Martin d'Hères cedex, France, Fax (33) 04.76.51.38.03.

DELPECH René
Groupe d'Études et de Recherches en Écologie Prairiale, 1, rue Henriette - 92140 Clamart, France. Tél. (33) 01.40.95.00.32 ou 90.30.70.79.

DESPLANQUE Carole
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.63.55.54, Fax 04.76.51.44.63.

DIDIER-FELTGEN Lydie
CEMAGREF, BP 76 - 38402 Saint-Martin d'Hères cedex, France; Fax (33) 04.76.51.38.03.

DOBREMEZ Jean-François
Université de Savoie, Dynamique des Écosystèmes d'Altitude - CISM, Campus scientifique - 73376 Le Bourget-du-Lac cedex, France. Tél. (33) 04.79.75.88.67; Fax 04.79.75.88.80.

DOCHE Bernard
Université Joseph Fourier, Biologie des Populations d'Altitude, UMR CNRS 5553, BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3637; Fax 04.76.51.42.79 ; bernard.doche@ujf-grenoble.fr.

DONIȚĂ Nicolae
Str. Dionisie Lupu 74, Ap. 26 - 70184 Bucarest, Roumanie. Tél. (40) 6.50.71.43.

DOUCE Roland
Centre d'Études Nucléaires de Grenoble, Département de Biologie Moléculaire et Structurale, Physiologie Cellulaire Végétale, BP 85 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.88.37.85; Fax 04.76.88.50.91.

DOWGIALLO Giuseppina
Dipartimento di Biologia Vegetale, Università degli Studi "La Sapienza", P.le Aldo Moro 5 - I-00185 Roma, Italie. Tél. 39.6.49.91.24.08; Fax 39.6.44.63.865.

DUCHAUFOUR Philippe
Le Nid d'Aigle, 8, allée de la Doucerie - 78620 L'Étang-la-Ville, France. Tél. (33) 02.39.58.32.91.

DUPOUEY Jean-Luc
INRA-CRF - 54280 Champenoux, France. Tél. (33) 03.83.39.40.41 ou 49; Fax 03.83.39.40.22.

EL ALAOUI Moulay Driss
Université Cadi Ayyad, Faculté des Sciences, Diversité Phytoécologique des Écosystèmes Forestiers, BP S.15 Marrakech, Maroc. Tél. 43.46.49; Fax 212/43.74.12 ou 43.67.65.

ENGLISCH Michael
Forstliche Bundesversuchsanstalt Wien, Institute for Forest Ecology, Seckendorff Gudentweg 8 - A-1131 Vienna, Autriche.

ERSCHBAMER Brigitta
Institut für Botanik der Universität, Stemwartestraße 15, A-6020 Innsbruck, Autriche - Tél. : 43.512/507.59.54; Fax 43.512/29.34.39

ESCARAVAGE Nathalie
Université Joseph Fourier, Biologie des Populations d'Altitude, UMR CNRS 5553, BP 53 -38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3705; Fax (33) 04.76.51.42.79.

EWALD Jorg
Lehrstuhl für Bodenkunde und Stardorlslehre Geobotanik, Fakultät der LMU, Hohenbachernstr. 22 - D-85351 Munchen (Allemagne). Tél. 8161/71-4610; Fax 49/8161/71-4738 ; ewald@lmu-boku-bokutorst. uni-muenchen.de.

EYNARD-MACHET Richard
Université de Savoie, Dynamique des Écosystèmes d'Altitude - CISM - 73376 Le Bourget-du-Lac cedex, France. Tél. 79.75.88.91 ; Fax (33) 04.79.75.88.80.

FOUSSADIER Rémi
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3680; Fax (33) 04.76.51.44.63.

FRAGA-BEDDIAR Arita
ISN Dept. d'Écologie, Université Badji Mokhtar, BP 12 - E Hadjar - DZ-23000 Annaba, Algérie. Tél. 213 (8) 87.14.26; Fax 213 (8) 85.97.52.

FRENOT Yves
Université de Rennes I - CNRS URA 1853, Station Biologique - 35380 Paimpont, France. Tél. (33) 02.99.07.81.81 ; Fax (33) 02.99.07.87.60.

GAIFFE Michèle
Université de Franche-Comté, Laboratoire de Pédologie, Place Maréchal Leclerc - 25030 Besançon, France. Tél. (33) 03.81.66.56.94; Fax (33) 03.81.66.56.98

GALLANDAT Jean-Daniel
Université de Neuchâtel, Institut de Botanique, Chantemerle 22, Case Postale 2 - CH-2000 Neuchâtel 7, Suisse. Tél. 38/23.23.36 ; Fax 38.23.30.01.

GAMTSEMLIDZE Z.
Institute of Botany, Georgian Academy of Sciences, Kojori Road- 380007 Tbilisi, Géorgie. Tél. 7/8832/99.74.48 ou 77.46.

GANDOY Cécile
Université Joseph Fourier, Lahoratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3618 ; Fax 04.76 51.44.63.

GAUDE Thierry
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3636 ou 5657; Fax (33) 04.76.51.44.63.

GAUQUELIN Thierry
UMR 5552, Université Paul Sabatier, Laboratoire d'Écologie Terrestre, 39, Allées Jules Guesde - 31062 Toulouse cedex, France. Tél. (33) 05.61.53.02.35; Fax (33) 05.61.32.83.82.

GAVILAN Rosario
Departmento de Biologia Vegetal II, Facultad de Farmacia, Universidad Complutense - E-28040 Madrid, Espagne. Tél.34.1.394.17.69 ; Fax 34.1.394.17.74.

GILLET François
Institut de Botanique, Université de Neuchâtel, Rue Emile Argand, 11 - CH-2007 Neuchâtel (Suisse). Tél. (33) 02.41.38.31.97.81; Fax (33) 02.41.38.31.97.81.

GIRARD Geneviève
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3703; Fax (33) 04.76.51.44.63.

GIREL Jacky
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.63.57.33 ; Fax 04.76.51.44.63.

GOBAT Jean-Michel
Université de Neuchâtel, Institut de Botanique, Chantemerle 22, Case Postale 2 - CH-2000 Neuchâtel 7, Suisse. Tél.38/23.23.36; Fax 38.23.30.01.

GOMBERT Sandrine
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3646; Fax 04.76.51.44.63.

GRILLET J.L.
Lycée Agricole de Poisy - 74330 Poisy, France.

GROSSI Jean-Luc
CEMAGREF, BP 76 - 38402 Saint-Martin d'Hères cedex, France. Tél. (33) 04.76.76.27.79; Fax 04.76.51.38.03.

GUENAT Claire
Laboratoire de Pédologie, EPFL DGR/GR Ecublens - CH-1015 Lausanne, Suisse. Tél. 00.41/21.693.47.38; Fax 41/21.693.56.70.

GUICHARD Jean-Pierre
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3647; Fax 04.76.51.44.63.

GUILLEBON Emmanuel (de)
Parc National de la vanoise, BP 705 - 73007

Source : MNHN

Chambéry cedex, France. Tél. (33) 04.79. 62.30.54; Fax 04.79.96.37.18.

GUILLET Bernard
Directeur de Recherche au CNRS, Université d'Orléans, Laboratoire de Géochimie organique, BP 6759 -45067 Orléans cedex 2, France. Tél. (33) 02.38.41.73.12; Fax (33) 02.38.41.73.08.

GUISAN Antoine
Centre de Botanique, Université de Genève, BP 60 - CH-1292 Chambéry Genève, Suisse.

HAVLICEK Elena
Laboratoire d'Écologie Végétale, Institut de Botanique, 1 1, rue Emile-Argand - CH-2007 Neuchâtel 7, Suisse. Tél. 38.23.21.11 ; Fax 41/38.23.21.01.

HEGG Otto
Botanisches Institut, Universität Bern, Altenbergrain 2 1 - CH-3013 Bern, Suisse.

HILL Mark O.
Institute of Terrestrial Ecology, Monks Wood, Abbots Ripton - Huntingdon PE17 2LS Cambridgeshire, U.K. Tél. 44.1487.77.38.81 ; Fax 44.1487-773467 ; m.hill@ite.ac.uk.

HOENNINGER Karl
Institute of Silviculture, Boku Waldbau, Peter-Jordanstrasse 70 - A-1190 Wien, Autriche. Tél. 431/4050; Fax 431.369.16.59.

HOLTEN Jarle Inge
Norvegian Institute for Nature Research, Tungasletta 2 - N-7005 Trondheim, Norvège. Tél. 47.73.58.05.00; Fax 47.73.91.54.33.

HUTTL Carola
Universität München, Institut für Geographie, Luisenstr. 37 - D-80333 München, Allemagne. Fax 49.89/52.03-286.

JOUD Didier
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.63.55.54; Fax 04.76. 51.44.63.

KARRER Gerhard
Botanisches Institut, Universität für Bodenkultur, Feistmantelstrasse 4 - A-1180 Vienna (Austria). Tél. 43.1.476.54 .31.63 ; Fax 43.1.310.51.75.

KHALIL Kamel
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3646; Fax 04.76.51.444.63.

KLEIN Jean-Claude
Université de Paris Sud-CNRS, Laboratoire de Biologie Végétale, Bât. 362 - 91405 Orsay cedex, France. Tél. (33) 01.69.41.78.88 ; Fax (33) 01.69.41.72.38.

KLIMO Emil
Mendel University of Agriculture and Forestry, Institute of Forest Ecology, Zemedelska 3 - 61300 BRNO (Tchéquie). Tél. 42.5.451.341.80; Fax 42 5 45 21 14 22.

KLUG-PÜMPEL Brigitte
Botanisches Institut, Universität für Bodenkultur, Gregor Mendel Str.33 - A-1180 Vienna (Austria). Tél. 43.222.476.54.31 66; Fax 43.1.310.51.75.

KOROTKOV Konstantin
Ecology and Evolution Problems Institute, Russian Academy of Sciences, Lenin Avenue 33 - 117071 Moskow (Russie). Tél. 7/095.954.23.08; Fax 7/095/954.55.34.

KUROWSKI Jozef
Instytut Biologii Srodowiskowej Ul Katedra Botaniki, U1. Banacha 12/16 - 94-002 Lodz, Pologne. Tél. (42) 35.44.09; Fax 48(42)78.13.14.

LACOSTE Alain
Université de Paris-Sud - Paris XI, Laboratoire de Biologie Végétale, URA CNRS Systématique et Écologie Végétales, Bât. 362 - 91405 Orsay cedex, France. Tél. (33) 01.69.41.78.88; Fax 01.69.15.72.38.

LAMBERT Karine
Université Joseph Fourier,- Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.74 ; Fax (33) 04.76.51.44.63

LANDMANN G.
Chef du Département de la Santé des Forêts, Ministère de l'Agriculture, de la Pêche et de l'Alimentation, Direction de l'Espace Rural et de la Forêt, 1 ter, avenue de Lowendal - 75349 Paris SP 07, France. Tél. (33) 01.49.55.51.95; Fax (33) 01.49.55.57.67.

LEBRETON Philippe
Chemin du Lavoir - 01700 Beynost, France. Tél. (33) 04.72.44.81.07; Fax 04.72.25.85.29.

LEGROS Jean-Paul
Directeur de Recherche, INRA-ENSA, UFR de Sciences du Sol, 2, Place Pierre Viala - 34060 Montpellier cedex 1, France. Tél. (33) 04.67.61.25.45; Fax 04.67.63.26.14 ; nom@ensam.inra.fr.

LELONG François
Professeur émérite à l'Université de Dijon, 79, rue Heme - 45160 Olivet, France. Tél. (33) 03.80.39.63.55; Fax (33) 03.80.39.63.87.

LETROUIT Marie-Agnès
Laboratoire de Cryptogamie, Université Pierre et Marie Curie, 7, quai Saint-Bernard - 75252 Paris cedex 05, France. Tél. (33) 01.44.27.59.70; Fax 01.44.27.35.16.

LEXER Manfred J.
Institute of Silviculture, Boku Waldbau, Peter-Jordanstrasse 70 - A-1190 Wien, Autriche. Tél. 431/47654-4050 ou 56; Fax 431.369.16.59.

LOVRENCAK Franc
Département de Géographie, Askerceva 2 - 61000 Ljubljana, Slovénie. Tél. 386.61/17.69. 200; Fax 386.61/12.59 337.

LUCOT Éric
Université de Franche-Comté, Laboratoire de Sciences Végétales - Pédologie, Place Leclerc - 25030 Besançon cedex, France. Tél. (33) 03.81.66.56.93 ou 61; Fax 81.66.56.98.

LJUBENOVA Mariana
Department.of Ecology, Sofia University "Kl.Ohridski", Dragan Tzankov blv.8, 1421 Sofia, Bulgaria.

LUPASCU Gheorghe
Academia Romana. Filiala Iasi, Colectivul de Geografia, Grupul de Pedologie, B-dul Copou Nr. 8 - 6600 Isai, Roumanie; Fax 40 98146330.

MANNEVILLE Olivier
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3627; Fax 04.76.51.44.63 ; olivier.manneville@ujf-grenoble.fr.

MAQUET Chantal
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.80; Fax 04.76. 51.44.63 ; chantal.maquet@ujf-grenoble.fr.

MARIGO Gérard
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.74 ; Fax (33) 04.76.51.44.63 ; gerard.marigo@ujf-grenoble.fr.

MARINCEK Lojze
Slovenska Adkademija Znanosti in Umetnosti, Bioloski Institut ZRC SAZU, Novi treg 5 - 61000 Ljubljana, Slovénie. Tél. 23-961.

MICHALET Richard
Université Joseph Fourier,- Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.63.56.24; Fax 04.76.51. 44.63.

MINGHETTI Paolo
Università degli Studi di Camerino, Dipartimento di Botanica ed Ecologia, Palazzo Castelli, Via Pontoni 5 - I-62032 Camerino (Macerata), Italie. Tél. 737.25.27-37211; Fax 39.737.40.528.

NAKHOUTSRICHVILI Georg
Directeur de l'Institut Botanique, Académie des Sciences de Géorgie, Kodjori schosse # 1 - 380007 Tbilissi , Géorgie. Tél. : 95.88.32.99. 77.46; Fax 49.51.51.86.33.

NIEDERMEIER
Lehrstuhl für Bodenkunde und Stardorlslehre Geobotanik, Fakultät der LMU, Hohenbacherustr. 22 - D-85351 München, Allemagne. Tél. 8161/71-4610; Fax 49/8161/71- 4738.

OSWALD Helfried
Directeur de Recherche INRA, Recherche forestières Méditerranéennes, 2, avenue Antoine Vivaldi - 84000 Avignon, France. Tél. 04.90.13.59.34 ; Fax 04.90.89.98.73 ou 04.90.13.59.59.

OZENDA Paul
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.48.96 ; Fax 04.76.51.44.63.

PACHE Gilles
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3708; Fax 04.76.51.44.63.

PAUTOU Guy
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex 9, France. Tél. (33) 04.76.51.44.59 ; Fax 04.76.51.44.63.

PECCENINI Simonetta
Istituto Botanisco "Hanbury", ed Orto Botanico, Corso Dogali 1C - I-16136 Genova, Italie; Fax 39.10.20.99.377.

PEDROTTI Franco
Università degli Studi di Carnerino, Dipartirnento di Botanica ed Ecologia, Palazzo Castelli, Via Pontoni 5 - I-62032 Camerino (Macerata), Italie. Tél. 737.25.27-37211 ; Fax 39.737.40.528.

PELTIER Jean-Paul
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.44.97 ; Fax 04.76.51.44.63.

PETITCOLAS Véronique
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3708; Fax 04.76.51.44.63.

PORNON André
Laboratoire de "Biologie des populations d'altitude", UMR CNRS n° 55 53, Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier, Grenoble I, B.P. 53X, F-38041 Grenoble Cedex 9.

PORTECOP Jacques
Centre Universitaire Antilles-Guyane, Laboratoire de Biologie et Physiologie végétale, BP 592 -

Source : MNHN

97159 Pointe à Pitre cedex, Guadeloupe, France. Tél. 05.90.93.86.81 ; Fax 05.90. 93.86.81.

POSZWA Anne
INRA, Centre de Recherches Forestières, Équipe Cycles Biogéochimiques des écosystèmes forestiers.

PROCHASSON André
Office National des Forêts, 9 quai Créqui - 38000 Grenoble, France. Tél. : (33) 04.76.86.39.58 ; Fax 04.76.87.47.04.

QUEZEL Pierre
Faculté Saint-Jérôme, Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie, Case 461 - 13397 Marseille cedex 13, France. Tél. (33) 04.91.28. 85.35 ; Fax 04.91.28.80.30.

RAMADE François
Université de Paris- Sud, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie - Bât. 442 - 91405 Orsay cedex, France. Tél. (33) 01.69.15.49.94 ou 78.96 ; Fax 01.69.15.79.47.

RAMEAU Jean-Claude
ENGREF - Écosystèmes forestiers, 14, rue Girardet - 54042 Nancy cedex, France. Tél. (33) 03.83.39.68.00 ; Fax (33) 03.83.30.22.54.

RANGER Jacques
INRA-CRF Microbiologie et Biogéochimie des Écosystèmes Forestiers - 54280 Champenoux, France. Tél. (33) 03.83.39.40.41 ; Fax 03.83. 39.40.69.

REMAURY Mireille
UMR 5552, Université Paul Sabatier, 39, Allées Jules Guesde - 31062 Toulouse cedex, France. Tél. (33) 05.61.53.02.35 ; Fax (33) 05.61.32. 83.82.

RENTO Stephano
Dipartirnento Territorio e Sistemi Agro-Forestali, Via Strada Romea 16, AGRIPOLIS - I-35020 Legnaro (PD), Italie. Tél. (39) 49.8272697 ; Fax (39) 49.8272686.

REYNIER Philippe
Résidence du Rond-Point Bât. B. Rue E. Triolet - 13008 Marseille, France. Tél. (33) 04.91.73. 76.93.

RICHARD Lucien
"Le Messidor" - Domaine Barnave, 8, avenue de l'Europe - 38120 Saint Égrève, France. Tél. (33) 04.76.75.31.45.

RIGLING Andreas
Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Res., Birrnensdorf and Institute of Botany, Zurichenstrasse 111 - CH-8903 Birmensdorf, Suisse. Tél. 41.1-739.22.81 ; Fax 41.1-739.22.15.

RIVAS-MARTINEZ Salvador
President of CIF-Phytosociological Research Center, Jose Maria Usandizaga 46 - E-28409 Los Negrales (C. Villalba) Madrid, Espagne. Tél. 34.9 1.851.15.29 ; Fax 34/9/1.851.18.73.

ROBART Guy
Maison Lahire - 40300 Hastingues, France. Tél. (33) 05.58.73.64.10.

RODTS Gilbert
ONF - Direction Régionale Nord-Pas de Calais, 24, rue Henri Loyer, BP 46 - 59004 Lille cedex, France.

ROGNER Konrad
Universität München, Institut für Geographie, Luisenstr. 37 - D-80333 München, Allemagne. Tél. 89/52.03-239 ; Fax 49.89/52.03-286.

ROLLAND Christian
19, rue des Bleuets - 38180 Seyssins, France. Tél. (33) 04.76.21.23.97.

ROSSI Graziano
Universita di Pavia, Istituto di Botanica, Orto Botanico, Via S. Epifanio, 14, I-27100 Pavia, Italia. Tél : 29.38.22.10.07, Fax 39.38.23.42.40.

ROVERA Georges
Institut de Géographie Alpine, 17, rue Maurice Gignoux - 38031 Grenoble cedex, France. Tél. 76.63.59.34

RUBIO Agustin
Departamento de Silvopascicultura, ETSI Montes - Universidad Politecnica - E-28040 Madrid, Espagne. Tél. 91.336.70.80 ; Fax 91.543.95.57.

SANDOZ Henri
Université d'Aix-Marseille III, Faculté de St.-Jérôme - URA CNRS D 1152, Laboratoire de Botanique et écologie Méditerranéenne, Avenue escadrille Normandie-Niemen - 13397 Marseille cedex 20, France.

SARTORI Giacomo
Istituto Sperimentale Assestamento Forestale e Alpicoltura, Piazza Nicolini, 6 - I-38050 Villazzano di Trento, Italie. Tél. 39.461. 92.42.48 ; Fax 39.461.91.46.51.

SCHLUSSEL André
Conservatoire Botanique, CP 60 - CH-1292 Chambésy, Suisse. Tél. 41.22.732.69.69 ; Fax 41.22.738.45.97.

SCHNELL R.
Membre Honoraire de l'Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 22, rue Esquirol - 75013 Paris, France. Tél. (33) 03.44.27.65.27 ou 28.

SCHUELLER Jeanne
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.46.00 poste 3709 ; Fax 04.76.51.44.63.

SCHWEINGRUBER Fritz H.
Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Res., Birmensdorf and Institute of Botany, Zurichenstrasse 111 - CH- 8903 Birmensdorf, Suisse. Tél. 41.1-739.22.81 ; Fax 41.1- 739.22.15.

SELIŠKAR Andrej
Bioloski Institut ZRC, Novi trg 5 - SI-61000 Ljubljana, Slovénie. Tél.386.61.125.60.68 ; Fax 386.61.125.52.53.

SOUCHIER Bernard
Université Joseph Fourier, Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53 - 38041 Grenoble cedex, France. Tél. (33) 04.76.51.63.55.54 ; Fax 04.76.51.44.63.

ŠUGAR Ivan
Botanicki Zavod FBF, Šrotova 39-10000 Zagreb, Croatie. Tél. 1.94.63.31 ou 1.273.525 ; Fax 385.1.449.117 ou 385.1.452.645.

TALON Brigitte
Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie, Laboratoire de Botanique et d'Écologie Méditerranéenne ERS 1152, Case 461 - FST St-Jérôme - 13397 Marseille cedex 20, France. Tél. 04.91.28.85.36 ; Fax 91.28.80.51.

THEURILLAT Jean-Paul
Conservatoire Botanique, CP 60 - CH-1292 Chambésy, Suisse. Tél. 41.22.732.69.69 ; Fax 41.22.738.45.97.

THIMONIER Anne
Institut Fédéral de Recherches sur la Forêt, Züricherstrasse 111 - CH-8903 Birmensdorf, Suisse. Tél. 41/1/739.21.11 ; Fax 41/1/739.22.15.

THINON Michel
Chargé de Recherches CNRS, Université d'Aix-Marseille III - Centre St-Jérôme, Botanique et Écologie Méditerranéenne, Case 461 - 13397 Marseille cedex 20, France. Tél. (33) 04.91.28.85.33 ; Fax 04.91.28.80.51.

TOMASELLI Marcello
Universita Parma, Dpto di Biologia Evolutiva e Funzionale - 1-43100 Parma, Italie.

TOUBAL Oumessaad
502 Logements, Bât. 3, Bloc 3, Appart. 19; El-Hadjar-DZ-23002 Annaba, Algérie. Tél. 213.8.85.36.32 ; Fax 213.8/85.97.52.

TOUTAIN François
Centre de Pédologie Biologique - CNRS, BP 5 - 54501 Vandœuvre-les-Nancy cedex 05, France. Tél. (33) 03.83.51.08.60 ; Fax (33) 03.83.57. 65.23.

URBINATI Carlo
Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-Forestali, Via Strada Romea 16, AGRIPOLIS - I-35020 Legnaro (PD), Italie. Tél. (39) 49.827.27.52 ; Fax (39).49.827.26.86, E-mail : urbinati@ipdunidx. unipd.it.

VALLAURI Daniel
CEMAGREF - Forêts de Montagne, BP 76 - 380402 Saint-Martin d'Hères cedex, France. Tél. (33) 04.76.76.27.27 ; Fax (33) 04.76.51.38.03.

VANNICELLI CASONI
Lodovico Universita degli Studi, Dpto di Scienze Ambientali, Via Letoio Loc. Coppito - I-67100 L'Aquila, Italie.

VARESE Paolo
Via Marauda 18 - I-10062 Luserna San-Giovanni, Italie. Tél. 39.121.90.23.11.

VEDY Jean-Claude
Directeur de l'École Polytechnique Fédérale de Lausanne, Institut d'Aménagement des Terres et des Eaux - Pédologie, 6, rue Ecublens - CH-1015 Lausanne, Suisse. Tél. 41.21.693.37.75 ; Fax 41.21.693.56.70.

VENANZONI Roberto
Department of Plant Biology, University of Perugia, Via Borgo XX Giugno, 7406121 Perugia, Italy.

VERGER Jean-Pierre
Faculté des Sciences de Limoges, Laboratoire de Biologie Cellulaire Végétale, Valorisation des espèces ligneuses, 123 rue Albert-Thomas - 87060 Limoges cedex, France. Tél. (33) 05.55.45.74.82 ou 72.00 ; Fax 05.55.45.73.86.

WALTHERT Lorenz
Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Res., Birmensdorf and Institute of Botany, Zurichenstrasse 111 - CH-8903 Birmensdorf, Suisse. Tél. 41.1- 739.22.81 ; Fax 41.1-739.22.15.

WRABER Tone
Plant System. and Phytosociology, Department of Biology University of Ljubljana, Na Jami 7 - SL-1000 Ljubljana, Slovénie ; Fax 386.61.273.390.

YOURKOVSKAJA Tatyana
Institut Botanique Komarov, Département de Géographie et Cartographie, ul. Prof. Popov, 2 - Saint-Pétersbourg 197376, Russie. Tél. 7 (812) 234.17.92 ; Fax 234.45.12.

ZUPANČIČ Mitja
Bioloski Institut Jovana Hdzija, ZnanstvenorazisLo-valni Center Sazu, Novi trg 5 - Postni predal 323/VI - SI-61000 Ljubljana, Slovénie. Tél. 386.61.125.60.68 ; Fax 386.61.125.52.53.

Source : MNHN

PRÉAMBULE

Le Colloque "Végétation et Sols de Montagne : Diversité, Fonctionnement et Évolution", organisé par le Laboratoire "Écosystèmes Alpins" de l'UJF et par le CEMAGREF, en l'honneur des Professeurs Paul OZENDA et Bernard SOUCHIER s'est déroulé, à Grenoble, du 8 au 13 juillet 1996. Cette manifestation scientifique a réuni plus de 200 personnes venues d'une trentaine de pays. Il faut souligner la forte participation des chercheurs d'Europe centrale (URSS, Géorgie, Roumanie, Pologne, Croatie, République tchèque, Bulgarie, Slovénie). Cet intérêt pour le colloque manifesté par les scientifiques originaires de ces pays est un encouragement à la politique de collaboration que l'UJF développe avec les universités de cette partie de l'Europe.

Au cours des sessions qui se sont déroulées, pendant trois jours dans trois salles différentes, des avancées ont été apportées sur les lois qui régissent la distribution des écosystèmes dans les différentes chaînes de montagne, le fonctionnement des cycles biogéochimiques, les relations entre la mosaïque végétale en place et les états antérieurs, l'écophysiologie des espèces clés, le perfectionnement des outils utilisés dans la démarche phytoécologique, la théorie écologique.

1. L'élaboration par P. OZENDA et les chercheurs appartenant au Laboratoire "Écosystèmes Alpins" d'un modèle d'organisation de la végétation panalpine a suscité de nombreuses recherches pour éprouver ce modèle dans l'ensemble de la région holarctique, mais également dans le cadre de montagnes enchâssées dans d'autres régions floristiques comme l'Himalaya, le volcan de la Soufrière, l'Atlas marocain. Les patterns phytogéographiques proposés pour les montagnes de Scandinavie et du nord-ouest de la Russie, les Carpates, les Balkans et la chaîne du Caucase montrent comment des assemblages d'espèces, s'individualisant par des types taxonomiques, biologiques et écologiques bien affirmés, se relaient, se déplacent sur les gradients altitudinaux en fonction de la longitude et de la latitude. Ces combinaisons constituent des dénominateurs communs qui permettent d'évaluer le degré de proximité des différentes chaînes.

2. La forte représentation des géomorphologues et des biopédologues est le résultat des relations privilégiées qui existent entre l'équipe qui était dirigée par B. SOUCHIER et les laboratoires appartenant aux Sciences du Sol, mais également les organismes d'applications (INRA, ENGREF, ONF, CEMAGREF). Nous mettrons l'accent sur les communications qui ont porté sur le fonctionnement des écosystèmes, mais également d'entités plus vastes comme les bassins versants. Les auteurs ont insisté sur l'urgence de rechercher les propriétés qui permettent à ces systèmes de stocker les flux ou de ralentir leur transfert (présence de réservoirs, de zones tampons, de paliers de décompression) et sur la nécessité d'effectuer des interventions qui évitent les phénomènes de concentration des fluides et de l'énergie à des altitudes plus basses. Appréhender le fonctionnement global de vastes entités comme les grandes plaines d'inondation, les étages montagnards ou les bassins versants s'impose si on veut prévenir les risques liés à la dissipation d'énormes quantités d'énergie sur des surfaces limitées, dans un intervalle de temps très court.

3. Plusieurs contributions ont eu comme thème l'histoire de la couverture végétale dans les chaînes de montagne. Les résultats inédits ont été apportés sur les mouvements de populations clés comme *Abies pectinata*, *Picea abies, Larix decidua, Pinus cembra, Pinus uncinata* grâce à la confrontation des résultats obtenus à l'aide de méthodes apportant des informations à des pas de temps différents : méthodes pollen-analytiques, identification et datation de macro-restes végétaux, examen des charbons provenant de la gestion par le feu des espaces agro-pastoraux, dendrochronologie, exégèse des cartes anciennes ainsi que des documents d'archives, qui permettent de dater des événements ou des états. Ces présentations ont mis en évidence, de façon très claire, que la dynamique de la couverture végétale en cours était la conséquence des interactions entre des phénomènes biologiques qui se déroulent dans des systèmes de temps différents : réchauffement holocène, période froide du petit âge glaciaire, reboisements effectués au siècle dernier, déprise agricole et réchauffement climatique des dernières décennies. Des scénarios prédictifs sur le devenir de la couverture végétale ont été discutés ; ils reposent, d'une part, sur une quantification des rapports entre surfaces occupées, actuellement, par les populations majeures de ligneux et sur les surfaces présomptivement favorables susceptibles de les accueillir si une augmentation de la température de 1 à 2 °C intervient au cours des prochaines décennies et, d'autre part, sur une meilleure connaissance de l'écophysiologie de ces espèces. Des communications ont porté sur les exigences physiologiques et les mécanismes de régulation chez *Fraxinus excelsior, Abies pectinata, Picea abies.*

4. Une partie des sessions a été consacrée à la présentation de nouveaux outils ou à leur perfectionnement. Si la cartographie phytoécologique reste un outil de base pour une quantification et une gestion de la couverture végétale, elle

Source : MNHN

est réalisée à l'aide d'outils modernes : banque de données floristiques et écologiques gérée par des moyens d'informatique (plus que douze mille relevés phytosociologiques sont disponibles pour les Alpes françaises), analyse des données satellitaires, élaboration de systèmes d'informations écologiques à références spatiales, individualisation d'indicateurs performants comme les lichens, qui sont des avertisseurs très sensibles qui rendent compte des changements, dans leur phase initiale. La spatialisation des phénomènes biologiques est impérative car elle permet de quantifier la diversité du vivant et d'évaluer les réponses des différents systèmes écologiques à un environnement qui change.

5. Des avancées vigoureuses ont été faites dans le domaine de la théorie écologique. Il est apparu la nécessité de travailler à l'échelle d'un niveau hiérarchique regroupant les écosystèmes. Alors que le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes montagnards, qu'ils soient herbacés ou ligneux, sont de mieux en mieux connus, il est fondamental d'analyser leurs interrelations par l'évaluation du degré de connexion avec les circuits où circulent les flux d'eau, de sédiments, de matière organique, de nutriments, de diaspores, de gènes et d'énergie. La fragmentation des écosystèmes peut conduire à l'isolement des populations dans de nouveaux types de nunataks où des mutations délétères peuvent, alors, s'exprimer. Le concept d'écocomplexe, dérivé de la Landscape Ecology est, tout à fait, approprié à une quantification des relations fonctionnelles interécosystèmes. L'écocomplexe apparaît comme un outil pertinent dans l'aménagement de l'espace alpin, parce qu'il permet d'individualiser les processus qui sont responsables de la réversibilité des écosystèmes et les seuils au-delà desquels un phénomène de dérive conduit à une évolution irréversible susceptible d'augmenter les risques naturels, à l'occasion événements paroxystiques. Les inondations catastrophiques, qui se répètent tous les ans, posent un problème d'aménagement du territoire sur lequel il est urgent que les scientifiques s'interrogent.

Si les apports théoriques ont été largement débattus, le domaine des applications n'a pas pour autant été oublié. La forte participation des gestionnaires des espaces alpins (parcs nationaux, parcs régionaux, réserves naturelles, ONF, services techniques financés par les collectivités locales, etc.) a montré l'intérêt des organismes, qui ont en charge la gestion de l'environnement alpin pour les problèmes débattus ; ils ont manifesté leur volonté de promouvoir une politique de gestion de la biodiversité qui repose sur des acquis scientifiques. Le transfert de connaissances doit se faire rapidement afin de passer à une phase opérationnelle.

Notre gratitude va au Président de l'Université Joseph Fourier, M. D. BLOCH, qui nous a encouragés et a mis à notre disposition les infrastructures de l'UJF, ainsi qu'au Vice-Président Recherche, M. R. MAYNARD qui a présidé la cérémonie officielle, qui s'est déroulée dans le cadre prestigieux du Restaurant du Téléphérique, au-dessus de Grenoble. Nous remercions également tous les organismes qui nous ont apporté leur soutien : Ministère de l'Éducation Nationale, Ministère des Affaires Étrangères, Ministère de l'Environnement, Région Rhône-Alpes, Conseil Général de l'Isère, Conseil Général de Savoie, Municipalité de Grenoble, Entente Interdépartementale pour la Démoustication Rhône-Alpes.

Une des satisfactions des organisateurs, que nous voudrions mettre en exergue, est la forte participation des étudiants du DEA et des Doctorants. Ils ont montré, par leur présence, qu'un laboratoire est une unité fonctionnelle efficace quand il existe des relations étroites entre les enseignants et les jeunes chercheurs. Le colloque ainsi que les sorties sur le terrain se sont déroulés dans une atmosphère très chaleureuse ; nous pensons que les relations humaines sont aussi importantes pour le rayonnement des laboratoires que la qualité des débats.

R. MICHALET
Président du Comité d'Organisation

G. PAUTOU
Directeur du Laboratoire
"Écosystèmes Alpins"

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 13-21

UN MODÈLE BIOGÉOGRAPHIQUE ALPIN EST-IL GÉNÉRALISABLE À D'AUTRES CHAÎNES HOLARCTIQUES ?*

Paul OZENDA

Laboratoire "Écosystèmes Alpins", BP 53, F-38041 Grenoble Cedex 9.
(Chantal.Maquet@ujf-grenoble.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

CAN AN ALPINE BIOGEOGRAPHICAL PATTERN BE EXTENDED INTO OTHER HOLARCTIC MOUNTAINS.
Using the classical Gaussen's pattern concerning the eastern part of the Pyrenees, was first worked out a more sophisticated table of belts and ecosystems, which was applied to all alpine sheets of the Vegetation Map of France. This table required the development of a common typology between the different phytogeographical methods and the elaboration of a more advanced concept of the biological altitudinal belt. That pattern, first determined for the south-western Alps, was progressively applied to the whole alpine range. Then it became clear that there were a valuable approach for the biogeography of every mouatain in Central Europe (Alpine system s.l.), in the Mediterranean Basin, and even in remote ranges as Caucasus and Nepalese Himalaya. From the same foundations as for the Alpine system, it is presently possible to define other mountain biogeographical systems. An extrapolation to the temperate mountains in the northern hemisphere, between the latitudes of 30° and 70°, is here discussed and may introduce an homogeneous typology for a very broad geographical field, in spite of specific difficulties in atlantic, boreal and north-American mountains. Some applications of our present biological concept of belt are suggested.

KEY WORDS: Alps - Biogeography - Holarctic mountains - Vegetation belts.

RÉSUMÉ
(travail original)

À partir du modèle classique de Gaussen relatif à la moitié orientale des Pyrénées a été tout d'abord élaboré, pour le levé des feuilles alpines de la Carte de la Végétation de la France, un tableau d'étages et d'écosystèmes plus complexe reposant sur une équivalence entre différentes méthodes phytogéographiques et sur une définition affinée de la notion d'étage. Établi pour les Alpes sud occidentales, ce modèle a été progressivement étendu à la totalité de l'arc alpin ; il s'est révélé ensuite utile pour l'étude de l'ensemble des montagnes d'Europe centrale (alpines et hercyniennes : Système alpin généralisé), du Bassin méditerranéen et même de chaînes plus lointaines comme le Caucase et l'Himalaya népalais. À partir des principes établissant un Système alpin, d'autres ensembles de chaînes ou de massifs peuvent être regroupés en Systèmes et l'homologie avec le concept d'orobiome est à discuter. Une extension aux montagnes tempérées de l'Hémisphère Nord, entre les latitudes 30° et 70°, a été recherchée et semble pouvoir déboucher sur une typologie homogène des étages dans un champ géographique très vaste ; toutefois les difficultés propres aux montagnes atlantiques, boréales et nord-américaines imposent l'introduction de variantes importantes, et l'application à une partie de l'Asie centrale et orientale parait pour le moment exclue.

MOTS CLÉS : Alpes - Biogéographie - Montagnes holarctiques - Étages de végétation.

L'expression **chaînes holarctiques** désignera, dans ce qui suit, les montagnes tempérées de l'Hémisphère Nord, situées entre les parallèles 30° et 70° ; cette tranche de latitude comprend plus de la moitié des montagnes du globe (FIG. 1). Toutefois cet exposé sera limité à la partie eurasiatique.

À défaut de pouvoir reproduire ici la totalité des figures qui ont illustré la conférence inaugurale du Colloque, des références très précises données dans le texte permettent de retrouver aisément ces figures dans la bibliographie citée.

L'ÉLABORATION DU MODÈLE ALPIN

Les recherches qui font l'objet de cet exposé ont eu leur origine dans le levé de la Carte de la végétation de la France à 1/200 000, établie par le Centre National de la Recherche Scientifique. Suivant les principes énoncés par GAUSSEN, la typologie repose sur la distinction de phylums dynamiques (appelés séries) de groupements. Concernant les régions de montagne, un modèle d'étages

* Manuscrit reçu le 30 septembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 9 juin 1997.

Source : MNHN

FIG. 1.– Répartition générale des montagnes. En noir, direction des principales chaînes ; en traits plus épais, les chaînes les plus élevées. En grisé, les régions de forte altitude moyenne. Le cadre en tirets, au centre de la figure, entoure les montagnes mentionnées dans ce travail (cf. FIG. 3).

Global high mountains distribution. Black lines represent the axis of the ranges ; the thicker lines, the higher ranges. In grey, the areas with high mean altitude. The dashed rectangle surrounds the field of the present work (cf. also FIG. 3).

Source : MNHN

et de séries avait été établi dans la moitié orientale des Pyrénées (GAUSSEN, 1926) et concrétisé dans la feuille Perpignan de la Carte (GAUSSEN, 1948).

C'est à partir de ce schéma pyrénéen qu'a été abordé le levé de la première feuille alpine, celle de Nice ; le contact direct d'une haute chaîne avec la végétation méditerranéenne, comme dans les Pyrénées orientales, pouvait a priori justifier cette transposition. En fait, une plus grande complexité est très vite apparue (OZENDA, 1962) : ainsi pour le seul étage subalpin, six climax forestiers, donc six séries, au lieu d'un en Pyrénées.

À mesure qu'avançait le levé des Alpes sud-occidentales le modèle se diversifiait (GOBERT *et al.,* 1966 ; OZENDA, 1970) et s'avérait capable de représenter aussi les Alpes nord-occidentales (PAUTOU *et al.,* 1978, RICHARD & HAINARD, 1981) et même le versant piémontais (BARBERO *et al.,* 1979). La XIV[e] excursion phytogéographique internationale permit de discuter et d'éprouver la validité de cette synthèse (OZENDA, 1966). Ce résultat avait été rendu possible par un travail de terrain considérable auquel ont participé des dizaines de chercheurs, tant de Grenoble que d'autres Universités ou Services (Toulouse, Marseille, Turin, forestiers), donnant lieu à de nombreux mémoires et au levé d'une quarantaine de cartes préliminaires à 1/50 000 et 1/100 000. Un périodique a été créé pour regrouper ces travaux, dans les 31 volumes parus (OZENDA & PAUTOU, 1995).

Un aspect de ces recherches s'est révélé particulièrement nécessaire : c'est l'élaboration de tables de correspondance entre les typologies des diverses écoles de phytogéographie (OZENDA, 1963 ; OZENDA & WAGNER, 1975). Il a été possible par exemple de montrer que le climax d'une série de végétation est en première approximation l'équivalent d'une alliance phytosociologique. Encore fallait-il redéfinir sur des bases plus rigoureuses les notions de série et d'étage (OZENDA 1975, p. 3-7) et y faire entrer des paramètres écologiques quantitatifs (DOBREMEZ & VARTANIAN, 1974). Le modèle biogéographique ainsi réalisé (FIG. 2) va très au-delà des quelque vingt-cinq schémas d'étagement que résumait un vaste tableau de SCHRÖTER (1903, TAB. I, p. 8). Confronté à de nombreux travaux concernant les Alpes centrales (SCHMID, 1939 à 1950) et orientales (SCHECHTL *et al.,* 1967-1968 ; WAGNER, 1971) il s'est montré applicable à la totalité de l'arc alpin. À la demande des Services de l'Environnement du Conseil de l'Europe, une présentation biogéographique de toute la chaîne alpine pouvait alors être proposée (OZENDA, 1983).

LA NOTION DE SYSTÈME

Le modèle biogéographique ainsi établi, reposant sur une description précise de quatre étages principaux (collinéen, montagnard, subalpin et alpin) et de leurs subdivisions, a rapidement dépassé le cadre de l'arc alpin proprement dit. Cette structure se prolonge notamment au-delà des Préalpes calcaires dans des chaînes périphériques : Jura, Apennin du nord, Dinarides (OZENDA, 1979).

Les travaux détaillés sur la végétation des Pyrénées centrales (GRUBER, 1978 ; RIVAS-MARTINEZ, 1981) ont confirmé le parallélisme avec les Alpes. L'extension du modèle aux Carpates et aux massifs hercyniens a été plus laborieuse. Mais la végétation de l'ensemble des montagnes de la zone némorale de l'Europe peut finalement être regroupée en un **Système alpin généralisé** (FIG. 3), lui-même structuré en sous-ensembles dans lesquels le modèle biogéographique de base s'écarte relativement peu de celui des Alpes proprement dites (OZENDA, 1985 et 1987, chap. XIII).

Au sud de ce Système alpin, et en continuité avec lui, s'étendent les **montagnes méditerranéennes** qui presque partout, sauf en Libye et en Égypte, frangent le littoral de reliefs importants. Dans le nord de l'Apennin on peut encore reconnaître un étagement de la végétation homologue de celui des chaînes alpines, auquel il se raccorde ; mais en allant vers le sud on le voit se modifier progressivement par deux processus simultanés. D'une part la végétation méditerranéenne du littoral et des basses altitudes refoule vers le haut les étages de moyenne et haute montagne. D'autre part la composition de ceux-ci se modifie par introduction d'éléments méditerranéens. Ainsi les hêtraies, qui se situent approximativement entre 800 et 1 500 mètres dans les Alpes sud-occidentales, s'élèvent de 300 mètres environ dans l'Apennin central et montent jusqu'à 2 000 mètres en Calabre et dans le nord de la Sicile ; en même temps elles se modifient et passent au sud de la latitude de Rome à des "hêtraies méditerranéennes" de composition et d'écologie différente : en d'autres termes, l'étage montagnard alpin passe progressivement à un étage monti-méditerranéen. Les mêmes deux processus (remontée altitudinale et "méditerranéisation") s'observent le long de la chaîne des Dinarides (OZENDA, 1975, p. 13 - 15) et du nord au sud des chaînes espagnoles.

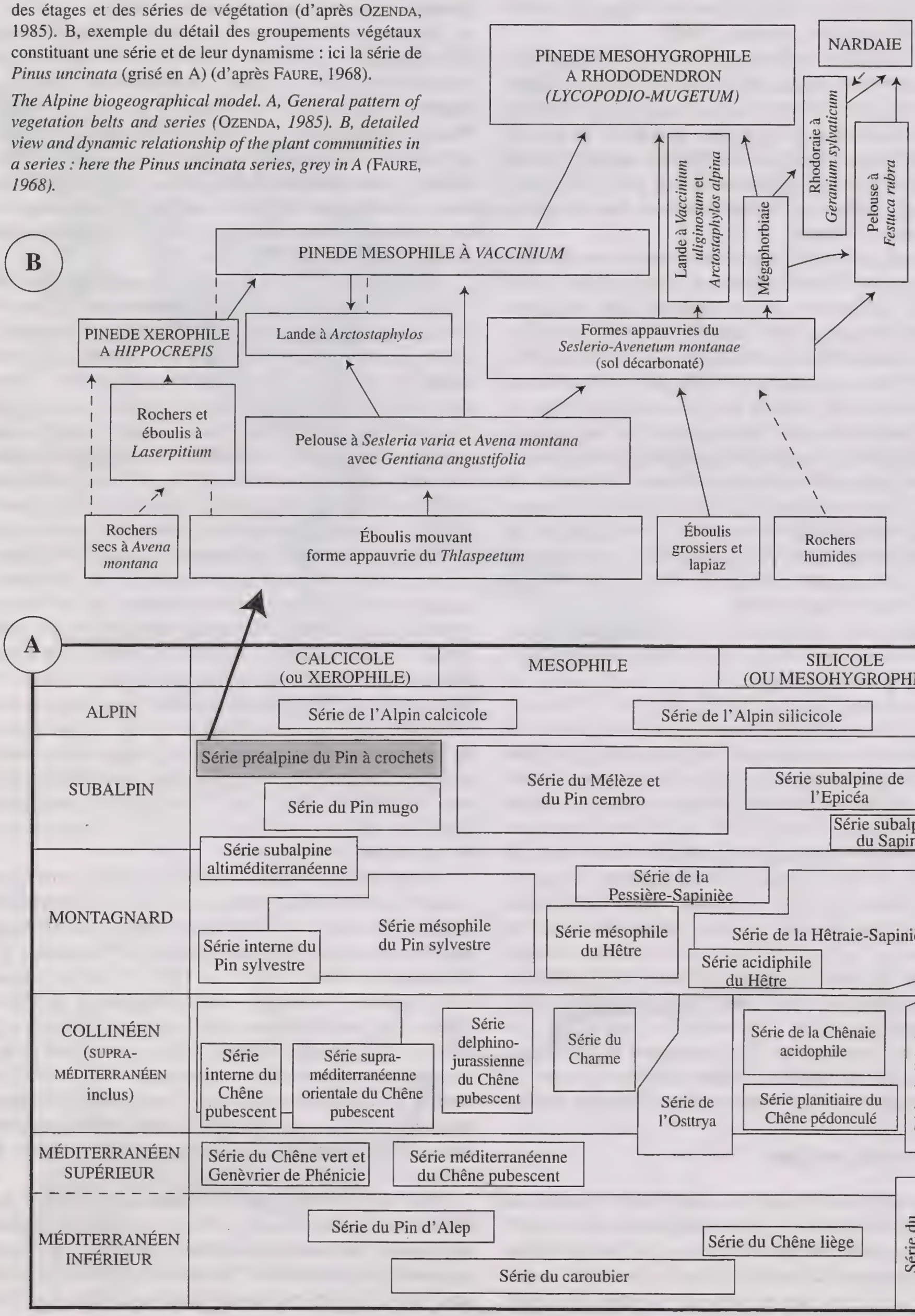
De proche en proche, il a été possible de poursuivre l'analyse comparative jusqu'au sud de la Méditerranée (Maroc, Anatolie) et de définir un modèle méditerranéen, parallèle au modèle alpin, et applicable à l'ensemble des montagnes du Bassin (OZENDA, 1975). D'autres auteurs, travaillant sur l'Espagne (RIVAS-MARTINEZ), le Maroc (BENABID) ou la Méditerranée orientale (QUÉZEL & BARBERO) ont abouti à un même schéma, à quelques détails de nomenclature près (RIVAS-MARTINEZ, 1981 p. 255) ; ce modèle est maintenant utilisé par l'ensemble des biogéographes travaillant sur le bassin méditerranéen et a été adopté pour la carte de la végétation des Pays membres du Conseil de l'Europe (NOIRFALISE *et al.,* 1987).

Au nord d'une ligne jalonnée sensiblement par Barcelone, Naples et Izmir, les étages supérieurs appartiennent encore, au moins partiellement, au type alpin ("montagnes subméditerranéennes" au sens de QUÉZEL) ; au sud de cette ligne, ils sont entièrement méditerranéens, et parfois

Source : MNHN

FIG. 2.– Le modèle biogéographique alpin. A, disposition des étages et des séries de végétation (d'après OZENDA, 1985). B, exemple du détail des groupements végétaux constituant une série et de leur dynamisme : ici la série de *Pinus uncinata* (grisé en A) (d'après FAURE, 1968).

The Alpine biogeographical model. A, General pattern of vegetation belts and series (OZENDA, 1985). B, detailed view and dynamic relationship of the plant communities in a series : here the Pinus uncinata series, grey in A (FAURE, 1968).



Source : MNHN

malaisés à distinguer lorsqu'ils convergent en steppes arides (SCHECHTL & STERN, 1963). La validité de notre modèle peut alors être contestée dans ce cas (WALTER & BRECKLE, 1994) ; mais il présente néanmoins l'intérêt de permettre un raccord avec les formations "méditerranoïdes" décrites plus à l'est, dans le Zagros, l'Afghanistan (FREITAG, 1981) et jusque dans l'Himalaya occidental (MEUSEL & SCHUBERT, 1971).

La différence de latitude entre les Alpes et les montagnes méditerranéennes entraîne, comme il a été rappelé plus haut, un relèvement des limites d'étages en allant vers le sud ; cette **translation** peut être, d'après l'altitude des hêtraies ou celle de différentes espèces arborescentes en Grèce et au Maroc (OZENDA, 1975, p. 11, 15 et 19) évaluée à 100 mètres environ par degré de latitude. Des valeurs relatives à de longues chaînes d'orientation méridienne (Oural ; Rocheuses) donnent une moyenne de 110 mètres, soit 1 mètre vers le haut par kilomètre vers le sud (OZENDA, 1988).

Cette valeur, qui varie naturellement avec les cas particuliers, mais autour d'une moyenne apparemment applicable à l'ensemble holarctique, a pu être testée à longue distance à l'aide des travaux de DOBREMEZ (1970) dans l'Himalaya népalais, dont il a montré que la végétation pouvait être décrite en suivant un modèle d'étagement de type alpin, au-dessus bien entendu du socle tropical. Ainsi, de l'existence entre 1 800 et 2 400 mètres d'un étage caducifolié très comparable à un Collinéen, et de la position moyenne de la timberline à 4 000 mètres, on pouvait déduire une différence des limites de 1 800 mètres environ par rapport aux Alpes dauphinoises, en bon accord avec la valeur théorique de 1 900 mètres environ calculée d'après la différence de 17 ou 18° de latitude.

Les synthèses récentes de la végétation du **Caucase** (STANIOUKOVITCH, 1973 ; GREBENCHTCHIKOV, 1974 ; WALTER, 1974) montrent, du moins pour les deux tiers occidentaux du Grand Caucase, un étagement que l'on peut mettre en parallèle avec le modèle alpin, même si les termes utilisés ne sont qu'en partie équivalents. La comparaison des formations de moyenne montagne est significative, et on y retrouve même les types périphériques et internes, comme dans les Alpes (OZENDA, 1976) ; toutefois l'étage montagnard est plus dilaté en altitude, *Fagus orientalis* étant plus eurytherme que *F. silvatica,* et l'étage subalpin est assez différent dans les deux chaînes.

L'aire des grandes espèces forestières caucasiennes *(Fagus orientalis, Abies nordmanniana, Picea orientalis)* s'étend aussi sur tout une partie des Chaînes pontiques qui occupent le nord de l'Anatolie (MAYER & AKSOY, 1986), de même que celle de plusieurs Rhododendrons. L'étagement caucasien (Collinéen/Montagnard inférieur à Hêtre/Montagnard supérieur à Hêtre, Sapin et Épicéa/Subalpin asylvatique) est perceptible dans ces chaînes (QUÉZEL *et al.,* 1980) mais s'estompe d'est en ouest ; il apparaît clairement aussi dans les cartes de végétation et dans leur typologie (QUÉZEL & BARBERO, 1985 ; NOIRFALISE, 1987).

Toutefois il est limité à une bande d'une centaine de kilomètres de largeur bordant la Mer Noire et cède immédiatement au sud la place à un complexe méditerranéen aride puis steppique. La situation n'est pas sans rappeler une coupe nord-sud de la chaîne pyrénéenne.

On peut ainsi proposer de considérer **un système pontique** groupant, sur la base d'un modèle "alpin" défini dans le Grand Caucase, les chaînes qui bordent la Mer Noire : Grand Caucase occidental et central, ouest du petit Caucase, chaînes nord-anatolienmes, et plus loin le sud de la Crimée et la petite chaîne balkanique Istranka Daglari qu'atteint l'aire de *Fagus orientalis.*

Plus à l'est la chaîne nord-iranienne de l'Albourz parait, en dépit d'une analogie de situation avec les précédentes, relever d'un tout autre modèle (FREY *et al.,* 1985), affine de celui des chaînes afghanes.

AUX LIMITES DU MODÈLE

Voici maintenant des situations dans lesquelles le modèle alpin ne peut s'appliquer, mais peut être remplacé par un schéma dérivé.

Le groupe nord-atlantique

La végétation de la longue chaîne scandinave présente, malgré une différence de latitude de 11 degrés entre les deux extrémités, une homogénéité structurale que l'on peut résumer dans un schéma à trois étages :

- un étage supérieur, comparable sous certaines réserves (OZENDA, 1993) à un étage alpin, dont la composition est très bien étudiée (DAHL, 1956) et la subdivision en niveaux classique depuis longtemps, et qui occupe du fait de la morphologie tabulaire de la chaîne une surface sensiblement plus grande que dans les Alpes ;
- une ceinture de *Betula tortuosa*, assimilable à une Kampfzone du Subalpin supérieur, mais ici encore sur une beaucoup plus vaste étendue (MAYER, 1984) ;
- une couverture forestière, dite boréale, de moyenne et basse montagne, prolongement occidental de la vaste taïga russe, qui tient la place d'un subalpin moyen et inférieur.

Dans le sud de la Péninsule apparaît, au pied de la chaîne, la ceinture boréo-némorale de forêt mixte conifères-feuillus, comme dans l'étage montagnard des chaînes alpines.

Ainsi se retrouve dans les Scandes une succession d'étages comparable à la partie supérieure du modèle alpin. Mais les différences sont nombreuses, à tous niveaux : ce n'est qu'un parallèle, ou une convergence, pas une homologie.

Source : MNHN

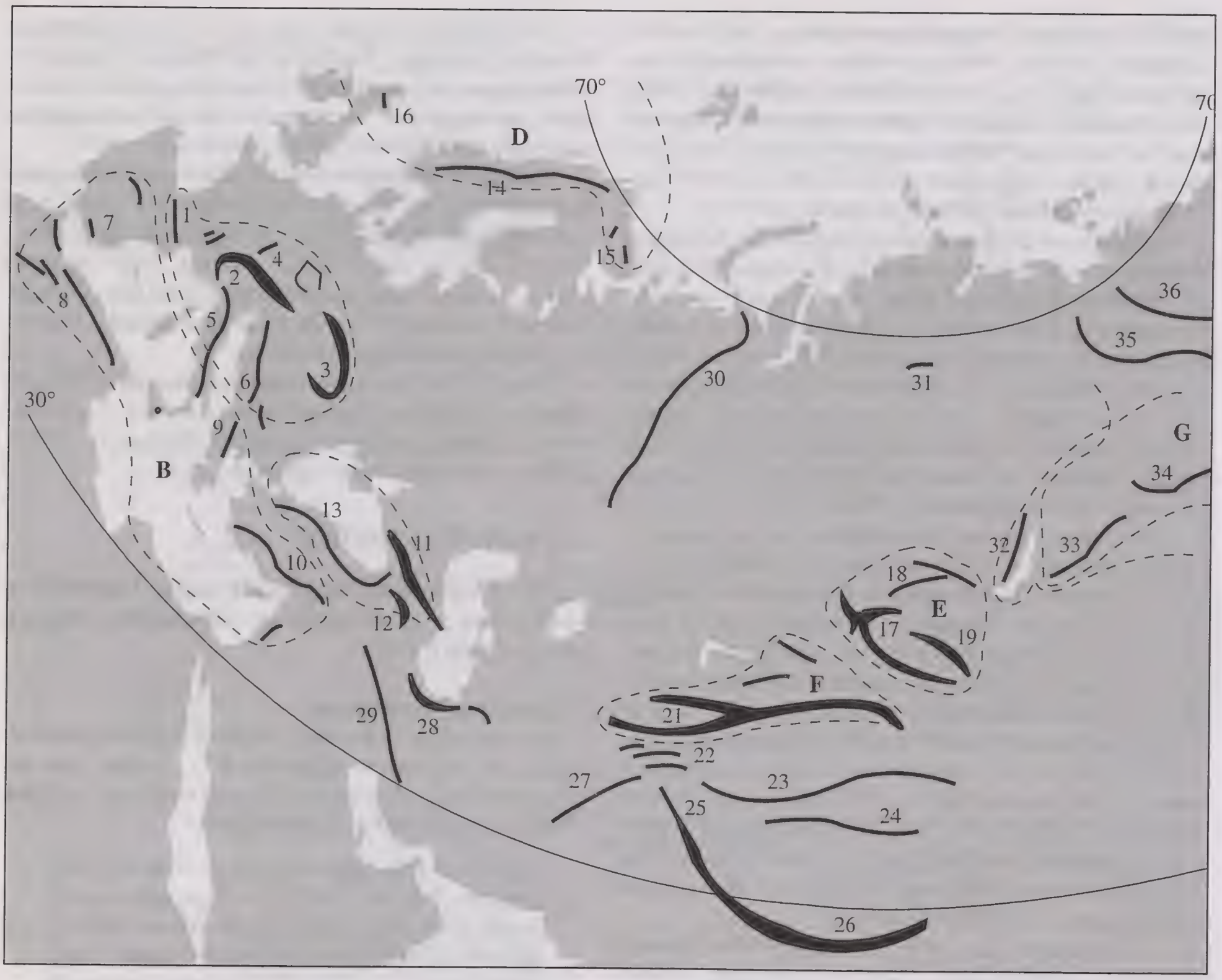


Fig. 3.– Systèmes et groupes biogéographiques proposés pour les montagnes de l'Eurasie tempérée. A, système alpin : 1, Pyrénées : 2, Alpes ; 3, Carpates ; 4, Massifs hercyniens ; 5, Apennin ; 6, Dinarides. B, système méditerranécn : 7, Sierra Nevada ; 8, Atlas ; 9, Pinde ; 10, Taurus. C, système pontique : I l, Grand Caucase ; 12, Petit Caucase ; 13, chaînes nord-anatoliennes. D, système nord-atlantique : 14, Scandes ; 15, Montagnes de Karélie et de Kola ; 16, Highlands d'Écosse. E, groupe de l'Altaï : 17, Altaï ; 18, Saians ; 19 Kingai. F ; groupe du Tien Chan : 20, Tarbagatai et chaînes djoungares ; 21, Tien Chan ; 22, Pamir ; 23, Kouen Lun ; 24, Altyn Dag ; 25 Karakoram ; 26, Himalaya ; 27, Hindukuch ; 28, Alborz ; 29, Zagros ; 30, Oural ; 31, Putorana ; 32, Monts du Baïkal ; 33, Monts Jablonov ; 34, Monts Stanovoi ; 35, Monts de Verjoiansk ; 36, Monts Tcherskii. G et H, limites occidentales de *Pinus pumila* et *Betula ermanii,* caractéristiques possibles d'un subalpin d'Extrême-Orient.

Proposed biogeographical systems and group in the Temperate Eurasia mountains.

La même succession se retrouve, plus écourtée, dans les montagnes de Kola et de Carélie : toundra d'altitude, ceinture de bouleau, forêt boréale de base, ici planitiaire (Stanioukovitch, 1973 ; Walter, 1974). Plus tronqué encore l'étagement islandais, où manque la forêt résineuse. Mais de part et d'autre des Scandes, se retrouve le schéma de ce qui pourrait être appelé **Système nord-atlantique**, et étendu aux reliefs septentionaux de Grande-Bretagne et d'Irlande, tout au moins d'Écosse.

Le groupe altaïque

Situé à la latitude de la zone steppique asiatique, dans la région où sont en contact les territoires sibérien, mongol et chinois, il correspond à un lobe méridional de la taïga sibérienne, ou en d'autres termes à un prolongement extrazonal de celle-ci à la faveur des hauts reliefs de l'AltaÏ, des Saians et des Kangaï. Son unité, son type d'étagement, sa valeur de système ont été discutés par ailleurs (Ozenda, 1996).

Source : MNHN

DES COMPLEXES NON RÉSOLUS

À mesure que nous nous éloignons des Alpes, les choses deviennent naturellement moins nettes.

L'Asie septentrionale

Il s'agit ici de l'immense bande qui comprend l'Oural, le nord de la Sibérie et l'Extrême-Orient russe.

En Sibérie (hors Oural) l'étendue et l'altitude des massifs vont croissant d'ouest en est. La taïga, de Mélèzes essentiellement, occupe la plaine et les premiers reliefs ; très vite, elle cède la place à un étage "alpin" uniformément occupé par la toundra de montagne, montrant une certaine parenté avec celle de l'Oural et des Scandes, et surmontée d'un étage "nival", le désert de pierres dit "goletz" (WALTER & BRECKLE, 1994).

S'agit-il d'un Système relevant d'un modèle unique, ou d'ensembles se relayant en longitude ? La plus grande biodiversité de l'Oural, puis la limite *Larix sibirica* L. *dahurica* (s. 1.) sur le cours de l'Ienissei, enfin la présence à l'est d'un Subalpin à *Pinus pumila,* sont peut-être les bases d'une subdivision. Mais les termes Subalpin, Alpin, Nival ont-ils ici un sens autre que celui de simples repères ?

L'Asie centrale

La situation est ici beaucoup plus compliquée. Les très nombreuses chaînes ont en commun la pauvreté de leur couverture végétale, son aridité et la quasi-absence de formations arborées. Il ne peut être question d'aborder ici, même sommairement, cette nébuleuse. Tout au plus peut-on souligner que les chaînes situées les plus au nord, Tarbagatai, massifs de Djoungarie et surtout le gigantesque Tien-Chan, forment un premier groupe caractérisé par les boisements de *Picea schrenkiana ;* mais la toundra alpine a cédé la place aux steppes d'altitude à *Kobresia.* Plus au sud, les arbres font défaut jusqu'à la crête himalayenne, et les hauts déserts du Pamir et du Tibet n'ont rien d'alpin. Le peuplement ligneux ne réapparaît qu'avec les chaînes afghanes et iraniennes, dans un troisième groupe qui va jusqu'au Zagros.

L'Amérique du Nord-Ouest

Cette zone a été laissée ici de côté, car son cas présente, par rapport à ce qui précède, deux différences fondamentales :

- un étagement fondé presque exclusivement sur des résineux, mais qui pourrait s'inspirer de modèles alpins.

- un double gradient, l'un thermique nord-sud, l'autre de continentalité hydrique ouest-est, de sorte que l'ensemble est presque aussi complexe que l'Eurasie tout entière.

CONCLUSIONS

Rappelons quelques fondements sur lesquels reposent cet exposé et les principales propositions qui s'en dégagent.

La notion élaborée d'étage de végétation

Comme le montre clairement la figure 2, il y a loin de la conception habituelle d'étage, envisagé comme une simple tranche d'altitude, au contenu biologique rigoureux qui lui est attribué maintenant. L'étage tel qu'il est compris ici est un complexe structuré d'écosystèmes, impliquant des biocénoses précises, leur dynamisme, leurs relations écologiques et leur sol, ainsi que les microorganismes, la faune et les activités humaines qui leur sont associés.

L'étage ainsi défini par l'analyse détaillée de son contenu biologique est lié au paramètre écologique principal qui le détermine, la température, et non plus à l'altitude en elle-même ; la position d'un étage donné présente, d'un massif à l'autre, une variation verticale en fonction des différences de climax et de latitude, que nous appelons translation ; il est essentiel d'en tenir compte sous peine de commettre, dans la biogéographie comparée des montagnes, de véritables contresens.

Par suite une nouvelle nomenclature des étages, évitant les termes ambigus et fondée sur une échelle chiffrée, serait souhaitable (OZENDA, 1975 : p. 30-31).

Correctement employée, la notion affinée d'étage est susceptible d'applications dans les aspects les plus actuels de la recherche : citons simplement la comparaison de la biodiversité entre étages homologues (OZENDA & BOREL, 1994) ou la prévision des déplacements de végétation induits par les changements climaxiques (OZENDA & BOREL, 1990).

Relativité des modèles d'étagement

L'étage de végétation n'est pas une entité douée d'une existence en elle-même, mais une notion que le biogéographe crée et utilise comme **moyen de travail.** C'est une **coupure commode** que nous introduisons pour décrire la séquence altitudinale d'une végétation, et la succession des étages est un peu d'ordre que nous mettons dans cette séquence. Ce faisant, il apparaît alors des successions comparables, que nous retrouvons d'une montagne à l'autre, et même d'une chaîne à l'autre ; il se trouve finalement que les étages que nous pouvons distinguer dans les Alpes ont, dans l'ensemble, une valeur générale et se raccordent assez bien à ceux des montagnes situées plus au sud ou plus à l'est. Ce raccord n'était pas forcément prévisible et n'est pas forcément rigoureux ; mais on peut penser qu'il n'est pas une simple coïncidence et qu'il résulte d'une **uniformité structurale profonde de la végétation holarctique.**

Mais pour une même montagne la grille des étages peut certainement différer quelque peu d'un auteur à l'autre, chacun pouvant choisir son approche comme il existe souvent plusieurs façons de résoudre un système d'équations ; d'autant plus que des formations peuvent être à cheval sur deux étages. Un modèle est un outil, non une loi : la théorie doit être modulée d'après l'observation, et non l'inverse.

Source : MNHN

Sur une extension du concept d'orobiome

Comment nommer les ensembles de chaînes relevant d'un même modèle d'étagement, et qui ont été désignés ci-dessus "systèmes" pour les plus homogènes et simplement "groupes" pour les moins bien définis ?

WALTER (1977) a appelé zonobiomes les divisions de la biosphère qui correspondent aux grandes zones climaxiques latitudinales, et dans chacune d'elles orobiome la partie qui recouvre les massifs montagneux. Toutefois cette notion d'orobiome n'a pas été complètement exploitée : ainsi pour toute la partie européenne du zonobiome némoral ne sont cités dans l'orobiome que le versant nord des Alpes, les Mittelgebirge et les Carpates septentrionales, tandis que l'orobiome boréal eurasiatique englobe tout l'ensemble allant de la Scandinavie au Kamtchatka en dépit de son hétérogénéité (WALTER & BRECKLE, 1994).

L'Orobiome de WALTER et le Système proposé ci-dessus en 2 et 3 sont deux concepts parallèles, apparentés, mais développés simultanément et indépendamment : sont-ils réductibles l'un à l'autre, ou peut-on trouver une formulation qui les enveloppe tous deux ? Le débat ne peut trouver place ici et fera l'objet d'une autre publication.

Mais une correspondance entre les deux notions peut déjà être proposée sur les exemples suivants. Le Système alpin généralisé de la figure 3 équivaut à un orobiome de la zone némorale européenne ; plus précisément, sa partie hercynienne serait l'orobiome de la zone némorale proprement dite, et le reste du système l'orobiome de la zone thermonémorale, dite aussi subméditerranéenne (OZENDA, 1994). Le système pontique représenterait l'orobiome du subzonobiome des steppes sud-ouest asiatiques, et le système altaïque celui de la bande steppique centre-asiatique.

BIBLIOGRAPHIE

BARBERO, M. & OZENDA, P., 1979.– Carte de la végétation potentielle des Alpes piémontaises à 1/400000. *Doc. Cartogr. Ecol.,* 21 : 139-162.

BENABID, A., 1981.– Bref aperçu sur la zonation altitudinale de la végétation climacique du Maroc. *Ecol. Medit.,* 8 : 301-315.

DAHL, E., 1956.– Rondane, mountain vegetation in South Norway and its relation to the environment. *Skr. Norske Vid. Akad. i Oslo, Mat.-Naturv. Klasse,* 3 : 374 p.

DOBREMEZ, J.-F., 1970.– Biogéographie du Centre Népal. *Bull. Ass. Géographes,* 379-380 : 79-90.

DOBREMEZ, J.-F. & VARTANIAN, M.C., 1974.– Climatologie des séries de végétation des Alpes du Nord. *Doc. Cartogr. Ecol.,* 13 : 29-48.

FAURE, Ch., 1968.– Feuille de Vif. *Doc. Carte végét. Alpes,* 6 : 7-69.

FREITAG, H., 1981.– Mediterranean characters of the vegetation in the Hindukush Mts, and the relationship between sclerophyllous and laurophyllous forests. *Ecol. Medit.,* 8 : 381-388.

FREY, W., KURSCHNER, H. & PROBST, W., 1985.– Sudkaspiches Tiefland und Elburzgebirge (Iran) : Vegetation. *In : Tübingen Atlas des Vorederen Orients,* L. Reichert verl., Wiesbaden.

GAUSSEN, H., 1926.– Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. Sol, climat, végétation. *Doc. carte Prod. Végét., série Pyrénées,* I : 564 p.

GAUSSEN, H., 1948.– *Carte de la végétation de la France, feuille n° 78, Perpignan-Paris,* CNRS.

GOBERT, J., OZENDA, P. & TONNEL, A., 1966.– *Feuille Gap 1/200 000, Carte végétation de la France,* CNRS, Toulouse.

GORCHAKOVSKI, P.L., 1975.– *Végétation de haute montagne de l'Oural.* Ed. Naouka, Moscou : 293 p. (en russe).

GREBENCHTCHIKOV, O.S., 1974.– An essay of climatic characteristics for the main plant formations of the *Caucasus. Botanicheskii Journ.,* 59 : 161-174.

GREBENCHTCHIKOV, O.S., ZIMINA, R., ISSAKOV, Y. & PANFILOV, D., 1974.– Les écosystèmes naturels et leur étagement dans le Caucase. *Rev. Géogr. Alpine,* 62 : 169-190.

GRUBER, M., 1978.– *La végétation des Pyrénées ariégeoises et catalanes occidentales.* Thèse, Marseille : 303 p.

MAYER, H., 1984.– *Wälder Europas.* G. Fischer, Stuttgart : 691 p.

MAYER, H. & AKSOY, H., 1986.– *Wälder der Turkei.* G. Fischer, Stuttgart : 290 p.

MEUSEL, H. & SCHUBERT, R., 1971.– Beiträge zur Pflanzengeographie des Westhimalayas. *Flora,* 160 : 137-194, 373-432 et 573-606.

NOIRFALISE, A. *et al.*, 1987.– *Carte de la végétation naturelle des États membres des Communautés européennes et du Conseil de l'Europe.* Office Publ. off. Comm. eur., Luxembourg.

OZENDA, P., 1962.– *Carte de la végétation de la France, feuille n° 68, Nice.* C.N.R.S., Toulouse.

OZENDA, P., 1963.– Principes et objectifs d'une cartographie de la végétation des Alpes à moyenne échelle. *Doc. Carte Végét. Alpes,* I : 5-18.

OZENDA, P., 1966.– Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du Sud. *Doc. Carte Végét. Alpes,* 6 : 198 p.

OZENDA, P., 1975.– Sur les étages de végétation dans les montagnes du Bassin méditerranéen. *Doc. Carte. Écol.,* 16 : 1-32.

OZENDA, P., 1976.– Basic features of Caucasus vegetation as seen by an alpine biogeographer. XXIII *Intern. Geogr. Congress, Add.,* Moscou, 12.

OZENDA, P., 1979.– Les relations biogéographiques des Alpes avec les chaînes calcaires périphériques (Jura, Apennin, Dinarides). *Biogeographica,* 16 : 19-33.

OZENDA, P. *et al.*, 1979.– *Vegetation map of the Council of Europe member States.* Council of Europe, Nature and Envir. Séries, 16 : 99 p.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen.* Masson, Paris : 344 p.

OZENDA, P., 1987.– *Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraun.* G. Fischer, Stuttgart : 353 p.

OZENDA, P., 1988.– Le déplacement vertical des étages de végétation en fonction de la latitude : un modèle simple et ses limites. *Bull. Soc. Géol. France,* 5 : 535-540.

OZENDA, P., 1993.– Étage alpin et toundra de montagne : parenté ou convergence ? *Fragm., Flor. et Geobat.,* suppl. 2 : 457-471.

OZENDA, P., 1994.– *La végétation du continent européen.* Delachaux & Niestlé, Lausanne : 280 p.

OZENDA, P., 1996.– Les relations biogéographiques des montagnes du groupe de l'Altaï (Asie centrale) principalement avec les Alpes. *Biogeographica,* 72 : 2-17.

OZENDA, P. & BOREL J.-L., 1990.– The possible responses of vegetation to a global climatic changes : scenarios for Western Europe, with special reference to the Alps. *Landscape-ecol. Impact of Clim. Change,* Press ; Amsterdam, 105 : 211-249.

OZENDA, P. & BOREL J.-L., 1994.– Biocoenotic diversity patterns in the Alpine belt of the mountains in Western and Central

Source : MNHN

Europe. *Coll. Phytosoc.*, 23 : 723-735.

OZENDA, P. & PAUTOU, G., 1995.– *Résumés et Tables des Documents pour la Carte de la Végétation des Alpes (vol. I-X) et des Documents de Cartographie Écologique (vol. XI-XXXI).* Labor. Écosystèmes Alpins, Université de Grenoble : 83 p.

OZENDA, P., PAUTOU, G. & PORTECOP, J., 1970.– *Feuille Digne 1/200000, Carte Végétation de la France.* CNRS, Toulouse.

OZENDA, P. & WAGNER, H., 1975.– Les séries de végétation de la chaîne alpine et leurs équivalences dans les autres systèmes phytogéographiques. *Doc. Cart. Écol.*, 16 : 49-64.

PAUTOU, G. *et al.*, 1978. *Feuille Grenoble 1/200000, Carte végétation de la France.* CNRS, Toulouse.

QUÉZEL, P. & BARBERO, M., 1985.– *Carte de la végétation potentielle de la Région méditerranéenne, feuille 1, Méditerranée orientale.* CNRS, Paris.

QUÉZEL, P., BARBERO, M. & AKMAN, Y., 1980.– Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie septentrionale. *Phytocoenologia,* 8 : 365- 519.

RICHARD, L. & HAINARD, P., 1981.– *Feuille Annecy 1/200000 de la Carte de la végétation de la France.* CNRS, Toulouse.

RIVAS-MARTINEZ, S., 1969.– La vegetacion de la alta montana espanola. *Publ. Univ. Sevilla (Vè Symposio Flora Europaca)* : 53-60.

RIVAS-MARTINEZ, S., 1981.– Les étages bioclimatiques de la végétation de la péninsule ibérique. *Ann. Jard. Bot., Madrid, Actos III^e^ Congr. Optima.*, 37 : 25 1-268.

RIVAS-MARTINEZ, S., 1987.– *Memoria del Mapa de series de Vegetacion de Espana 1/400000.* Icona, Madrid : 268 p.

SCHECHTL, H.M. & STERN, R., 1963.– Studien über die Entwaldung int Kilivischen Ala Dag (mittlerer Taurus in Kleinasien). *Feddes Repert.,*

SCHECHTL, H.M., STERN, R. & MEISEL, K., 1967-1988.– Karte der aktuellen Vegetation von Tirol 1/100000. *Doc. Carte Vég. Alpes,* 8 : 7-34 et 9 : 109-132. *Doc. Cart. Ecol.,* 11 : 33-48 ; 14 : 17-32 ; 15: 59-72 ; 17 : 7384 ; 18 : 47-68 ; 25 : 29-48 ; 27 : 65-84; 30 : 25-48 ; 31: 3-24.

SCHMID, E., 1939 à 1950.– *Carte de la Végétation de la Suisse au 1/200000.* Kummerly et Frey, Berne, 4 feuilles.

SCHRÖTER, C., 1903.– *Das Pflanzenleben der Alpen.*

STANIOUKOVITCH, K.V., 1973.– *La végétation des montagnes de l'URSS.* Acad. Sc. du Tadjikistan, Duchanbe : 416 p. (en russe).

WAGNER, H., 1971.– Natürliche Vegetation, 1/100000. *Österreich-Atlas.*

WALTER, H., 1974.– *Die Vegetation Osteuropas, Nord und Zentralasiens.* G. Fischer, Stuttgart : 452 p.

WALTER, H., 1977.– *Vegetationszonen und Klima.* Ulmer, Stuttgart : 307 p.

WALTER, H. & BRECKLE, S., 1994.– *Ökologie der Erde, 2e éd., G.* Fischer, Stuttgart, 3 : 726 p.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 23-36

DIVERSITÉ ÉCOSYSTÉMIQUE DES MONTAGNES ALPIENNES COMPARAISON ALPES-APENNINS-CARPATES- CAUCASE*

Bernard SOUCHIER

Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier, BP 53, F-38041 Grenoble cedex 9 France.
(Chantal.Maquet@ujf-grenoble.fr)

SUMMARY
(review paper)

ECOSYSTEMIC DIVERSITY IN THE ALPINE MOUNTAINS. COMPARATIVE STUDY OF ALTITUDINAL SEQUENCES IN ALPS, APENNINS, CARPATS, CAUCASUS
The autor describes the successions of altitudinal belts (vegetation and soils) which are the most representative on temperate mountain ranges, from the Alps to the Caucasus. The model of the Central-oriental Alps is exemplary: transverse phytogeographical zonation (external, intermediate and internal Alps) and very caracteristic altitudinal ecosystemic belting (particularly, the boreal accentuated podzolisation under the subalpine forest). On the Carpats, the succession type is very close to the latest, nevertheless, on the southern margins, one could feel the increasing influence of the danubien climate (montane ecosystems with high biological activity and "mollic" humus). The Caucasian area (both the central Great Caucasus and Low Caucasus) presents very contrasting altitudinal successions (climatic effects from the transcaucasian zone), where one could find mollic soils under the Abies Nordmanniana forest. Moreover, the ancient human activity, still intense nowadays, has greatly modified the montane and subalpine Caucasian landscapes [full extension of herbaceous associations (e.g. Festucetum variae)]. In a very different climatic complex, such as under mediterranean and maritime influences, the Central Apennins (Gran Sasso d'Italia) also illustrate the primary influence of the human activity for millenarys. The western part of Alps (French Alps) shows a very complex zonation to the East and the South, marked by the development of one intermediate phytoecological area (great diversity of beech and fir forest types). The continental climate in the central valleys is less strong that in the central Alps. At the subalpine belt, in particular, the pedogenesis, that may be characterised as "atlantic podzolisation" is different from the boreal podzolization in the central Alps. The conclusion stress the point on the various climatic plains regions which go up more or less in the inside valleys, and on their effects on the mountainous Ecosystems. This underlines as well the effects of human activity on Alpine Landscape Ecology which are often intense and very ancient.

KEY WORDS: Mountains altitudinal belts - Bioclimatic and Vegetational zones - Mountainous ecosystems - Phytoecology - Humus and pedogenesis -Biodiversity - Landscape Ecology.

RÉSUMÉ
(article de synthèse)

L'auteur présente des successions altitudinales ou "séquences altitudinales" (écosystèmes montagnards subalpins et alpins) les plus représentatives de différentes chaînes de montagnes tempérées (Alpes. Carpates. Apennins. Caucase). Le modèle des Alpes Centre-orientales est exemplaire : zonation transversale (zones externe, intermédiaire, interne) et étagement bioclimatique altitudinal très caractéristiques (" podzolisation boréale accentuée" au subalpin). Le modèle carpatique est très proche : cependant vers le sud, l'influence du climat danubien se fait sentir en altitude (écosystèmes montagnards à forte activité biologique et humus dit "mollique" au sens de la Soil Taxinomy américaine (Soil Survey Staff, 1975) c'est-à-dire un humus épais à horizon OA très foncé, brun ou noir, proche de la saturation et à structure meuble très stable, à rapprocher de l'horizon OA chernique de la classification française de 1995). Le domaine caucasien présente des séquences altitudinales très contrastées (influence climatique de la zone transcaucasienne) où l'on retrouve les sols à horizons molliques à l'étage montagnard. L'action humaine très ancienne, encore intense aujourd'hui a profondément modifié les paysages (extension des formations herbacées du Festucetum variae). Dans un tout autre climat, méditerranéen et sous influences maritimes, les Apennins centrales (Gran Sasso d'Italia), illustrent aussi l'influence primordiale de l'action humaine "millénaire". Le secteur occidental des Alpes (Alpes françaises) présente une zonation transversale vers l'est et vers le sud, très complexe, marquée par le développement d'un domaine phytoécologique intermédiaire très diversifié (nombreux types de forêts de hêtre et de sapins). La continentalité climatique dans les vallées internes est moins forte que dans les Alpes centre-orientales. À l'étage subalpin notamment, la pédogenèse, du type "podzolisation atlantique" diffère de la "podzolisation boréale" des Alpes centrales. La conclusion met l'accent sur les différences climatiques régionales "planitiaires" qui remontent plus ou moins dans les vallées intérieures et en altitude, et leurs effets thermohydriques sur les écosystèmes. On souligne également les effets de l'action humaine souvent intense et très ancienne sur l'écologie des paysages.

MOTS CLÉS : Étages altitudinaux - Zones bioclimatiques - Écosystèmes alpins - Phytoécologie - Humus et pédogenèses - Biodiversité - Écologie du paysage.

* Manuscrit reçu le 14 février 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 17 septembre 1997.

Source : MNHN

Dans son étagement altitudinal, la végétation de l'Arc Alpin présente à la fois une ordonnance réitérative, certaine, et une grande diversité, dont le congrès de Grenoble "Végétations et Sols des Montagnes tempérées" (juillet, 1996) a voulu souligner la richesse floristique et écologique. Ce patrimoine collectif intéresse le continent européen jusqu'à ses confins eurasiatiques.

Le concept d'équilibre dynamique (climat-végétation-sol) servira de base à la présentation schématique de séquences altitudinales des écosystèmes alpins, choisies dans des entités régionales bien définies, et à l'essai de synthèse comparative qui suivra.

RAPPEL : ZONALITÉS CLIMATIQUES PLANITIAIRE ET ALTITUDINALE

À l'échelle de la terre, la zonalité traduit l'influence déterminante de la latitude sur la végétation et les types d'écosystèmes (climat-biomes-humus-sol) (OZENDA, 1982 & 1994; DUCHAUFOUR, 1995).

Dans cette ordonnance zonale globale, les massifs montagneux ont leur propre zonation altitudinale. Deux situations très différentes permettent d'observer l'effet combiné, simple ou complexe, du climat planitiaire et du gradient altitudinal.

L'Arc nippon (entre 32° et 45° de latitude nord) illustre, dans un contexte d'insularité l'importance primordiale, du facteur thermique (NUMATA, 1974) sur l'ordonnance latitudinale et altitudinale des cinq grands types de végétations climax : la Laurisylve "temperate Rain forest" à *Camelia japonica*. La forêt tempérée chaude décidue (à *Quercus*, *Zelkova*, et *Abies firma*). La hêtraie (tempérée froide) à *Fagus crenata* et nombreux Gymnospermes endémiques. La forêt subalpine (à nombreux Abies et Picea, Larix et Betulacées), et enfin, les fourrés à Ericacées ("Alpine zone") (séquence du Mont Fuji, 3 776 m).

Ainsi, on observe d'une extrémité à l'autre de l'Arc nippon, l'ordonnance oblique des écosystèmes climaciques (végétation-sol) depuis la laurisylve (sols fersiallitiques et andosols sur laves récentes), au sud, jusqu'à la "landine alpine" sublittorale du nord à Hokkaïdo (podzols aliotiques et humiques fréquents).

Sur le continent européen, l'Arc alpin émerge d'un complexe planitaire de plusieurs domaines bioclimatiques qu'on peut qualifier (OZENDA, 1994) de "némoral au nord, thermonémoral et subméditerranéen au sud". De plus, par son étendue et sa masse, l'Arc alpin (FIG. 1) induit un effet climatique dit de "continentalité" croissant du pourtour (zones externes) vers le cœur de la chaîne alpine (zones intermédiaire et interne)

Ainsi dans les Alpes françaises, la façade occidentale, ou zone externe, soumise à un climat "subatlantique" est dite "à forte océanité" (pluviométrie élevée, proportionnelle à l'altitude), à l'opposé de la continentalité des vallées internes, abritées des dépressions océaniques (pluviométrie moindre et peu croissante avec l'altitude).

Ce concept de continentalité, d'origine orographique, traduit la réalité physique de "l'effet d'abri" vis-à-vis du climat macrorégional planitiaire. Défini par l'angle de Gams, universellement connu, il a été récemment précisé grâce aux travaux du laboratoire de Grenoble des Écosystèmes forestiers de montagne (MICHALET, 1991). Les indices saisonniers calculés, de continentalité hivernale (G_H) et d'aridité estivale (G_E) sont des paramètres déterminants pour la végétation et viennent conforter l'interprétation des phénomènes climatiques observés le long des séquences (PACHE, 1991).

S'opposant ainsi au modèle insulaire nippon, très synoptique, l'Arc alpin, au cœur du continent européen, présente une complexité bioclimatique transversale et altitudinale.

LE DOMAINE DES ALPES CENTRE-ORIENTALES

Le modèle bioclimatique est très synoptique (noyau interne continu) et émerge du domaine planitiaire centre-européen à climat subcontinental (OZENDA, 1994).

La coupe externe-interne nord-sud (MAYER, 1974) (FIG. 2b) montre aux étages montagnards une dissymétrie, essentiellement thermique, entre les versants, nord et sud de la chaîne. Au nord, le hêtre plus dominant, au sud le pin sylvestre, tandis que s'élève la limite inférieure de l'étage subalpin (1 450 m au nord à 1 800 m au sud).

La superposition des Écosystèmes intraalpins de référence que l'on retrouvera, aux vicariances phytoécologiques et pédologiques près, dans l'ensemble des noyaux internes Centre-orientaux Carpates :

• les Écosystèmes acidiphiles de la Pessière montagnarde (*Veronico Abietetum albae*) et de la Pessière subalpine (*Omogino piceetum*) (RAMEAU 1993) en milieu continental boréal correspondent à des sols à podzolisation croissante;

• dans le Subalpin moyen puis supérieur les deux séries supérieures du pin cembro-mélèze et des fourrés sommitaux à *Pinus mugho* correspondent au sol climax de la "podzolisation boréale" (à profils "ramassés" et chromatographiques : podzols, faciès à "Iron pan" fréquents, - ou humiques, sous landes) (BRAUN-BLANQUET *et al.*, 1954).

Ainsi, l'influence climatique planitiaire tempérée subcontinentale induit une forte continentalité dans les vallées internes. Caractérisée par :

• le contraste écosystémique et pédoclimatique entre les associations neutro-mésophiles et sols brunifiés actifs, des sapinières, et les pessières acidiphiles à podzolisation boréale croissante dès le montagnard supérieur (versant nord);

Source : MNHN

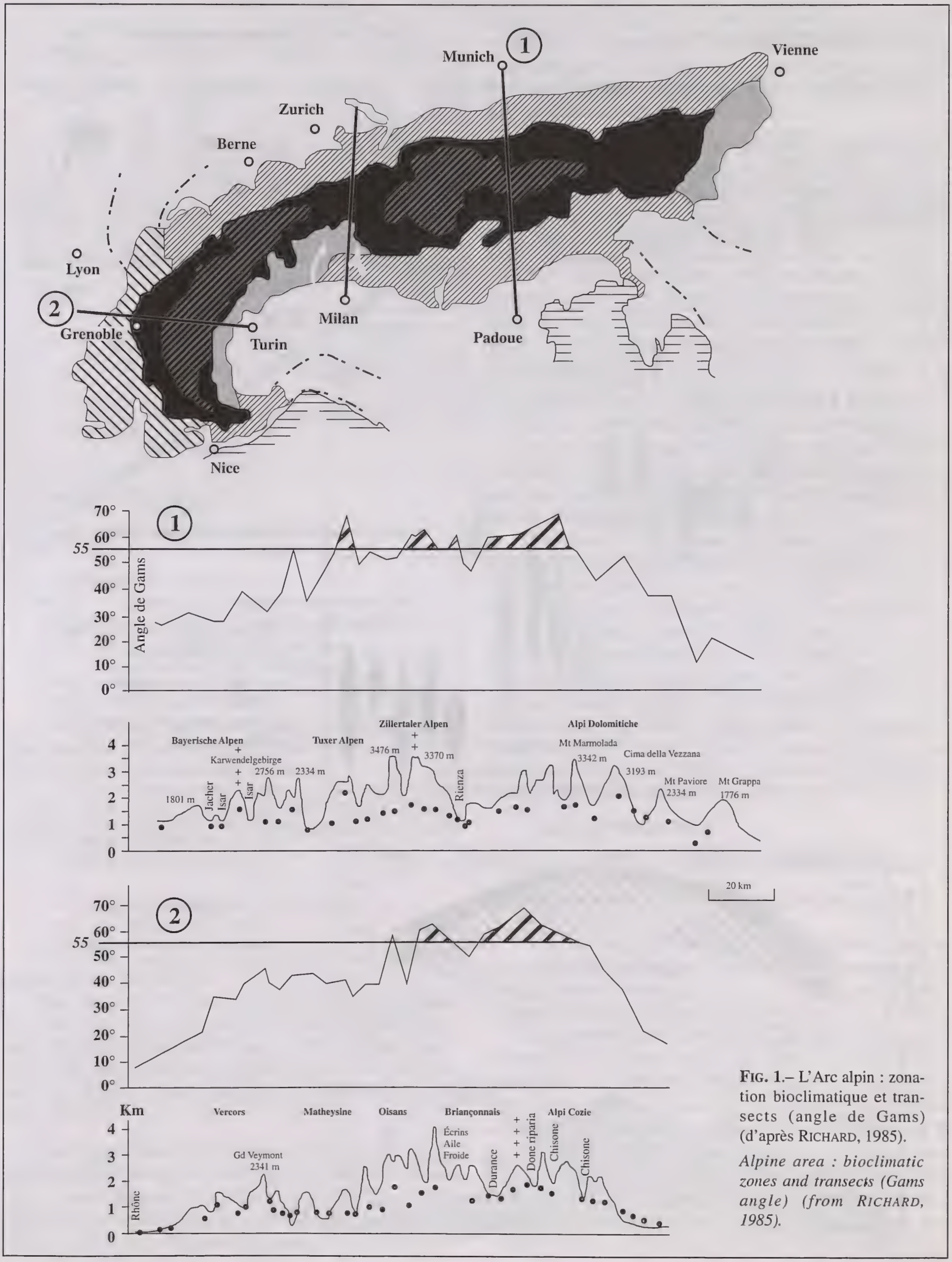


FIG. 1.– L'Arc alpin : zonation bioclimatique et transects (angle de Gams) (d'après RICHARD, 1985).

Alpine area : bioclimatic zones and transects (Gams angle) (from RICHARD, 1985).

Source : MNHN

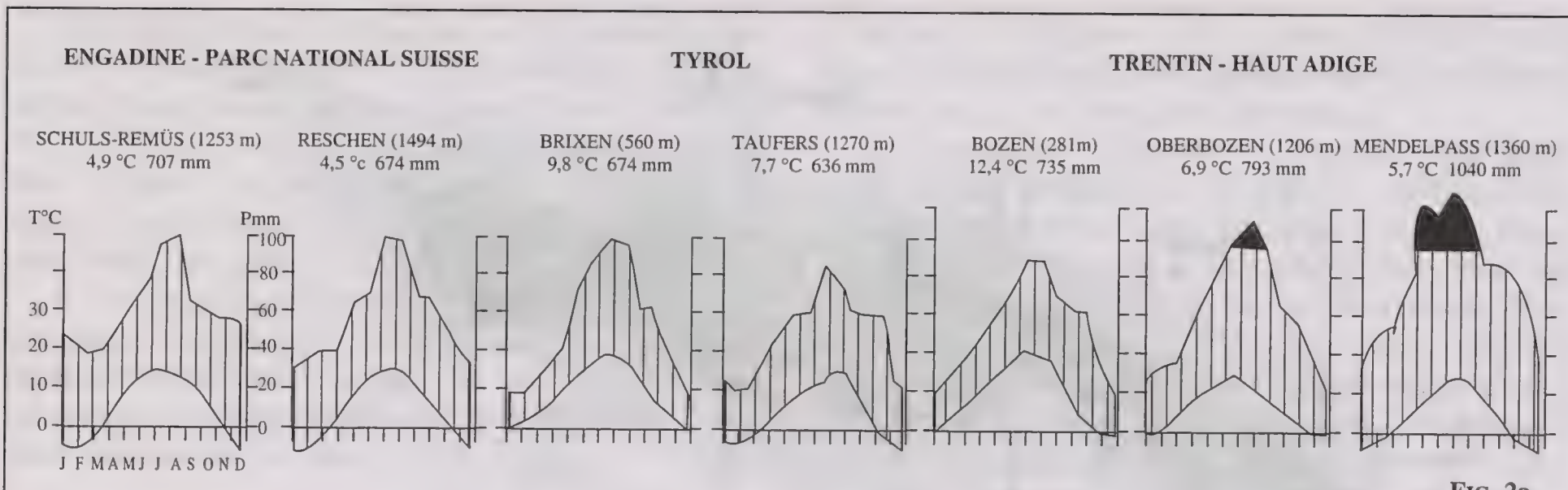


FIG. 2a

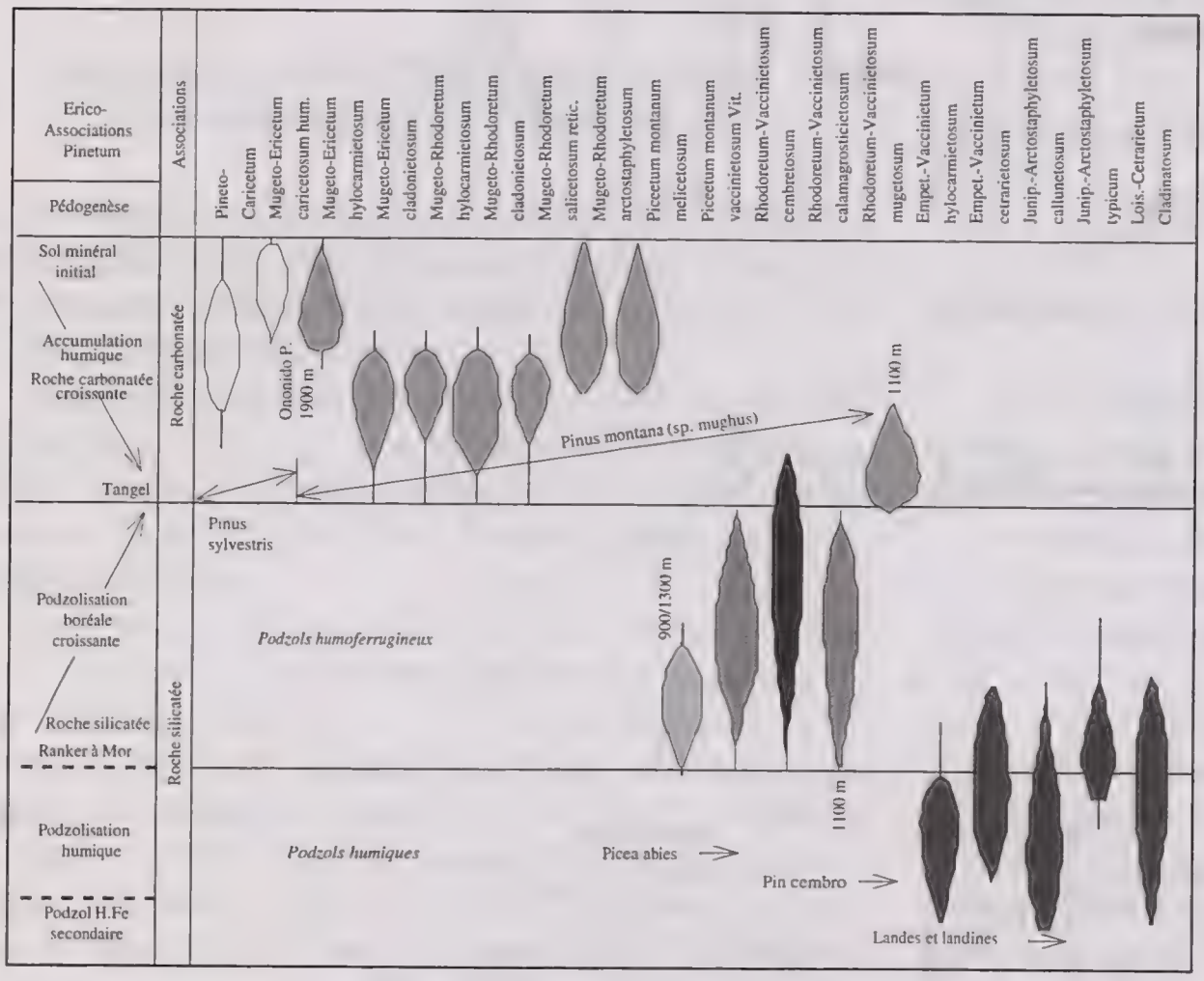


FIG. 2b

FIG. 2.– Les Alpes Centre-orientales.

2a : diagrammes ombrothermiques.

2b : coupe géobotanique et pédologique (d'après MAYER, 1974).

2c : associations végétales et sols subalpins du Parc National Suisse (d'après BRAUN-BLANQUET *et al.*, 1954).

Central-Oriental Alps.

2a : climate diagrams.

2b : cross section N-S : Vegetation and Pedogenesis (from Mayer, 1974).

2c : Vegetation and Soils in Subalpin belt of Switzer land National Park (from BRAUN-BLANQUET et al., *1954).*

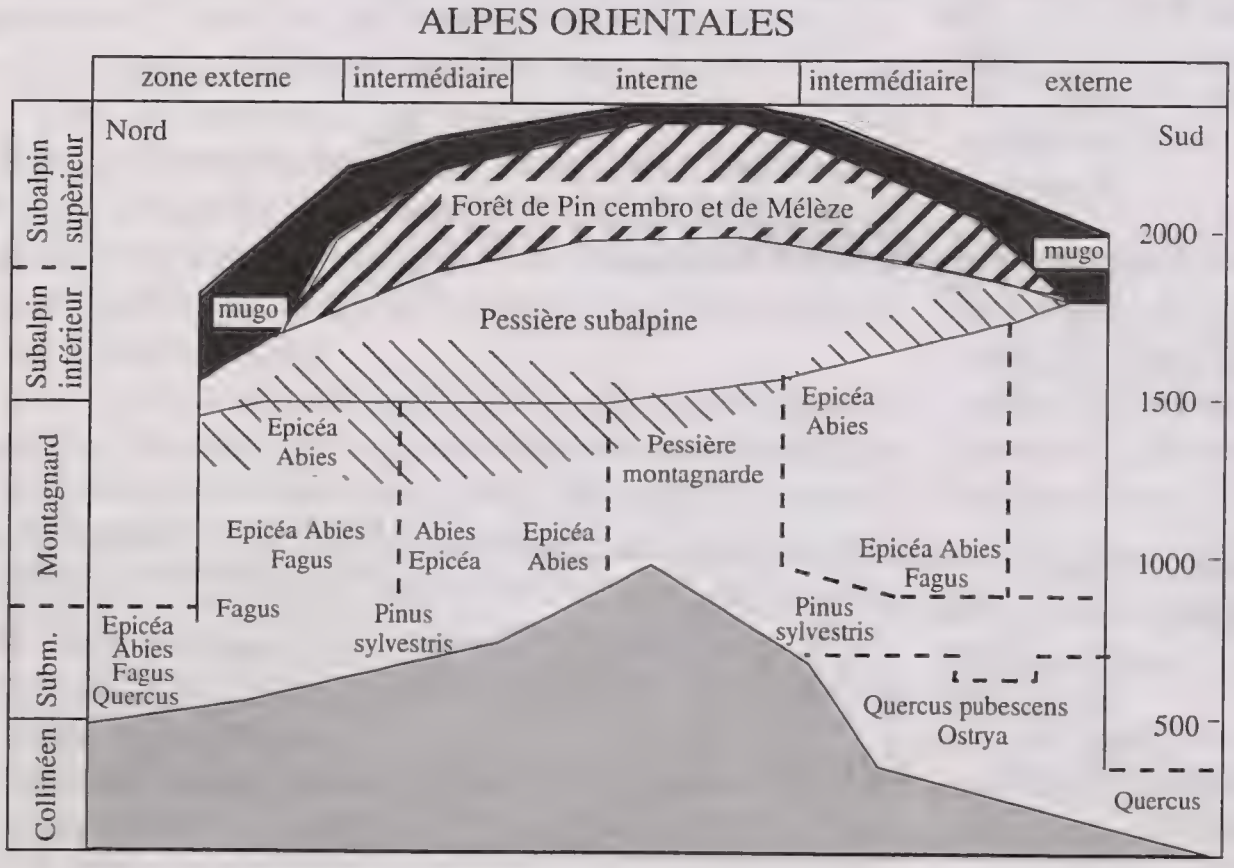


FIG. 2c

Source : MNHN

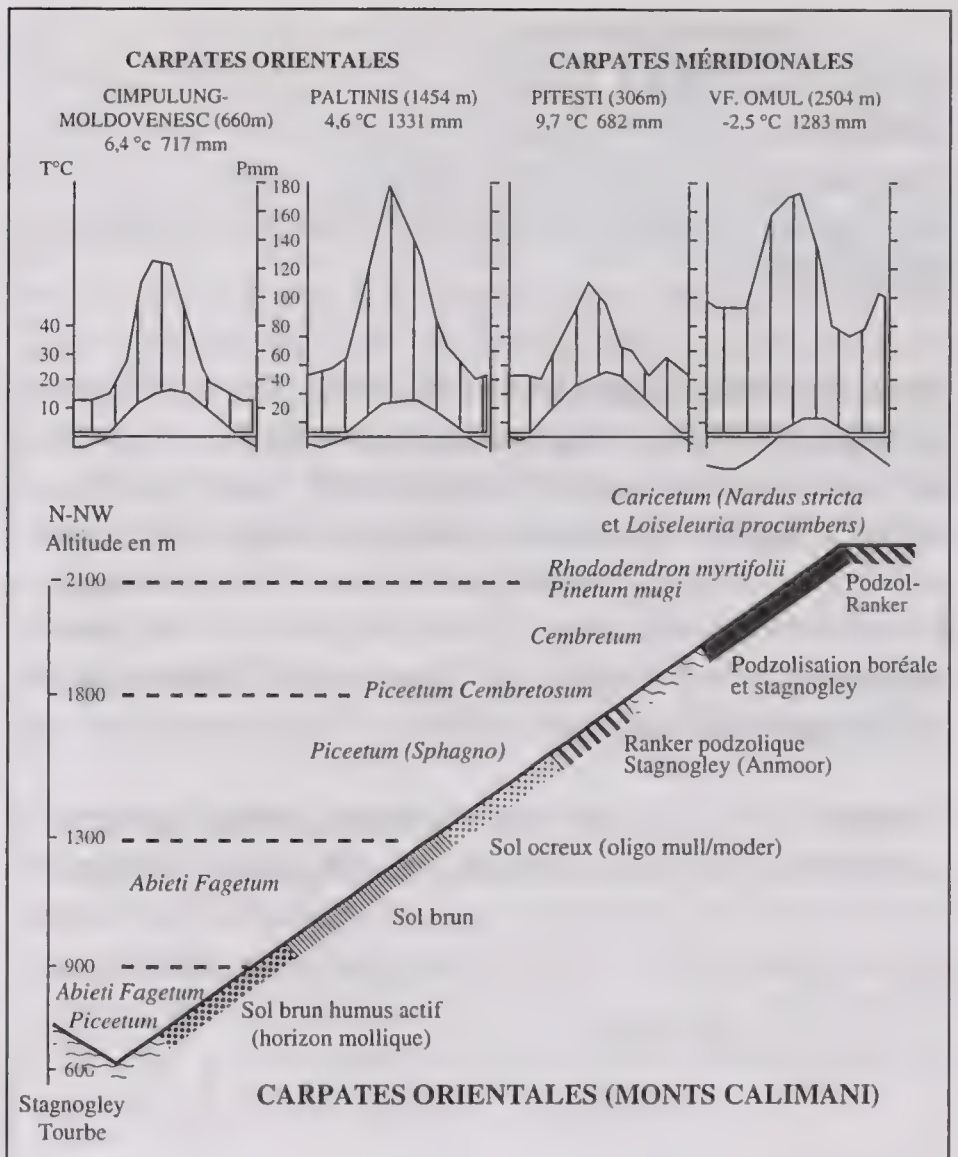


FIG. 3.– Les Carpates. 3a : diagrammes ombrothermiques. 3b : séquence (végétations -sols) des Carpates orientales.

Carpats. 3a : climate diagrams. 3b : altitudinal succession (Vegetations-soils) in Oriental Carpats.

• la convergence des humus et des écosystèmes subalpins vicariants (*Piceetum-Mugetum*) sur des sols dits "analogues" : podzolisation boréale accentuée.

Dans quelle mesure ces caractéristiques écosystémiques, phytoécologiques, et pédobiologiques se retrouvent-elles dans les séquences régionales suivantes ?

LE DOMAINE CARPATIQUE

Des affinités avec les Alpes Centre-Orientales apparaissent dès le montagnard.

Une séquence, méridionale, décrite antérieurement dans les Monts Bucegi (SOUCHIER, 1979), malgré quelques particularités régionales (brousse à *Rhododendron kotschyi*), présente de nombreuses similitudes et convergences avec la séquence plus orientale des Monts Calimani (FIG. 3) :

• à l'étage montagnard inférieur et moyen, l'écosystème hêtraie-sapinière ou sapinière à forte activité biologique et flore neutrophile, traduit "l'influence continentale planitiaire remontante" : telles sont les associations de la Hêtraie-Sapinière à *Pulmonaria rubra* (*Abieti Fagetum*) (Est) et surtout au sud, entre 600 et 1400 m, du *Fagetum dacicum* dit "eubasique", puis de *l'Abietum dacicum* "mésobasique" (IVAN *et al.*, 1993) caractérisées par des sols brunifiés à humus que nous qualifierons de "continentalisés" (horizon mollique, ou tchernique).

• au montagnard supérieur, transition brutale, voire discontinuité entre hêtraie-sapinière neutrophile et pessières acidiphiles. La succession des humus et des sols souligne le gradient altitudinal : "brunisol mollique, alocrisol (mull acide) et podzosol ocrique" (BAIZE *et al.*, 1995).

• à l'étage subalpin, aux forêts résineuses (*Piceeto-cembretosum* à l'est) succèdent les fourrés du Pin mugho, dans un contexte pédologique de podzolisation boréale et hydromorphie humique (stagnogley fréquents dès le montagnard supérieur).

Ainsi, les séquences carpatiques sont en filiation avec la succession altitudinale des Alpes centre-orientales, à la fois par la convergence (végétation et sols) au subalpin supérieur et à l'alpin (fort développement du *Caricetum curvulae*) et par la remontée climatique du continental planitiaire au montagnard inférieur et moyen.

Cette remontée climatique des "humus continentalisés", perceptible dans *l'Abieti-Fagetum* centre oriental des Alpes, s'affirme donc dans les Carpates méridionales (effet thermique remontant) : phénomène d'eutrophisation bioclimatique "per ascensum" amplifié à l'étage subalpin inférieur, par l'eutrophisation anthropique liée au pastoralisme généralisé, (*Festucetum rubrae*, *Festucetum supinae* et *Nardetum*), sur les formations glaciaires des versants méridionaux des Carpates. Ainsi, la podzolisation boréale (plus développée sur les versants orientaux) se limite ici aux milieux extrêmes du subalpin méridional - landines *à Loiseleuria procumbens*, fourrés à *Rhododendron* et *Pinus mugho*.

LES ALPES OCCIDENTALES FRANÇAISES

GÉNÉRALITÉS CLIMATIQUES ET ÉCOLOGIQUES

Les diagrammes ombrothermiques traduisent bien la divergence des influences planitiaires, subcontinentales pour le domaine centre-oriental, océaniques pour l'ouest (RICHARD, 1987).

La zone externe occidentale (massifs subalpins externes) est sous forte influence océanique, pénétrant assez profondément à l'intérieur, malgré l'effet d'abri dans les vallées internes. Ainsi, la continentalité du domaine interne occidental, par les hivers plus humides, et moins froids qu'à l'Est ($G_H < 65$), et des étés plus secs, diffère nettement de la continentalité orientale "boréale". À pluviométrie comparable, les séquences altitudinales occidentales seront marquées, soit par des remontées climatiques océaniques, ou subaltantiques, au montagnard, en transition progressive

Source : MNHN

avec le subalpin, à continentalité hivernale modérée, soit par des influences sub-méditerranéennes, remontant jusqu'au subalpin, plus aride que continental.

De plus, vers l'est et dans les Carpates, le climat régional domine sur les facteurs locaux (exposition, roches-mères), d'où la convergence d'écosystèmes vicariants sur des sols dits "analogues".

Dans les Alpes occidentales, au contraire, la hiérarchie climat altitudinal-facteurs écologiques stationnels, sera plus complexe et variable, de la zone externe (climat océanique) à la zone interne où, les facteurs stationnels prennent le pas sur le climat, et les notions de climax et d'étages s'estompent, tandis que croît l'aridité estivale.

SÉQUENCES ZONALES CARACTÉRISTIQUES

Le modèle externe nord-occidental (Préalpes calcaires, ou massifs dits "subalpins", type Chartreuse ou Bauges) (BOISSIER *et al.*, 1996).

La décarbonatation-décalcification rapide des calcaires marneux du Crétacé inférieur (Valanginien) en contraste lithologique avec les falaises et éboulis de Barrémien-Urgonien, est le fait du climat océanique froid qui impose la convergence des écosystèmes (exposition et matériaux peu déterminants).

Montagnard.– Hêtraie-sapinière (épicéa fréquent), mésophile (*Hordelymus europaeus* et *Festuca sylvatica*) sur sols colluviaux brunifiés et "calcisols", et mésohygrophile (Juncacées, prêles et fougères des ubacs sur limons (sols brunifiés acides à hydromorphes podzoliques). Groupement stationnels (érablaies à scolopendre) sur éboulis, et "organosols" (humocalcaires ou calciques) (BAIZE *et al.*, 1995).

Subalpin.– La pessière fait transition dès le montagnard supérieur, avec des groupements acidiphiles (Vacciniées)

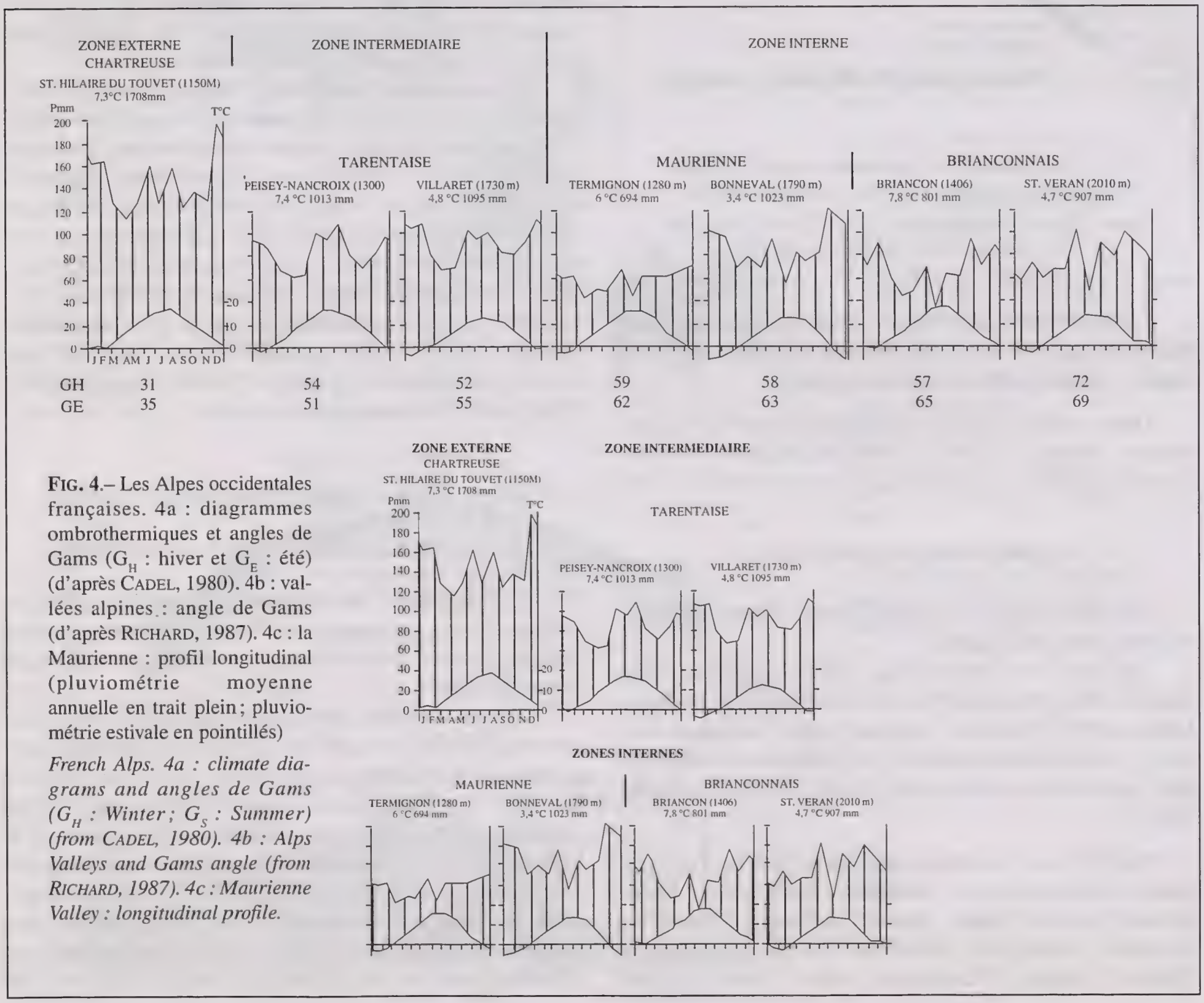


FIG. 4.– Les Alpes occidentales françaises. 4a : diagrammes ombrothermiques et angles de Gams (G_H : hiver et G_E : été) (d'après CADEL, 1980). 4b : vallées alpines : angle de Gams (d'après RICHARD, 1987). 4c : la Maurienne : profil longitudinal (pluviométrie moyenne annuelle en trait plein; pluviométrie estivale en pointillés)

French Alps. 4a : climate diagrams and angles de Gams (G_H : Winter; G_S : Summer) (from CADEL, 1980). 4b : Alps Valleys and Gams angle (from RICHARD, 1987). 4c : Maurienne Valley : longitudinal profile.

Source : MNHN

très répandus sur les plateaux diaclasés (*Asplenium viride*) et pentes sud, ou bien mégaphorbiaies, plus fréquentes en ubac (*Adenostyles alliariae*, *Cicerbita alpina*).

Les sols, selon la géomorphologie-topographie, varient des sols brunifiés, plus ou moins hydromorphes (limons) aux sols podzoliques à dysmoder (calcaires à silex), et aux "organosols tangéliques" sur dalles calcaires (groupement à *Rhododendron ferrugineum* vicariant de la pessière).

Sur roches silicatées (massifs cristallins externes du Dauphiné), il y a similitude ou bien vicariance, avec les roches carbonatées (sols analogues). La podzolisation océanique plus ou moins hydromorphique (à humus de type dysmoder), de la pessière subalpine à Vacciniées, et des cembraies à rhododendron, sont "analogues" à l'accumulation humique (tangel) sur calcaire du groupement à pin à crochets.

En conclusion, dans la zone externe nord-occidentale, l'effet de convergence du climat - humide à perhumide - domine sur les facteurs locaux, et ordonne les écosystèmes en un modèle altitudinal simplifié : les hêtraies-sapinières à groupements mésophiles à mésohygrophiles, globalement acidiclines, puis les pessières acidiphiles (épisodiquement pin à crochets et pin cembro), au subalpin.

Les Alpes intermédiaires (OBERLINKELS, 1987 ; OBERLINKELS *et al.*, 1990)

Globalement, les ubacs sont proches des séquences externes, tandis qu'en adret les groupements mésoxérophiles se différencient.

Au Montagnard d'ubac.– La hêtraie-sapinière (montagnard inférieur et moyen) à *Geranium nodosum* sur calcaire, et à fétuque des bois (sur roches silicatées) est mésophile (sols brunifiés ou calciques, sans faciès hydromorphe), puis la sapinière-pessière à *Calamagrostis varia* (calcaire) et mégaphorbiaie, font transition vers la pessière subalpine basoneutrophile (groupement sur calcaire, à *Valeriana montana*) ou acidiphile sur schistes (à *Vaccinium myrtillus*).

Au montagnard d'adret.– On notera la régression du hêtre, l'invasion progressive, du pin sylvestre (groupements mésoxérophiles, à orchidées et sous arbrisseaux héliophiles), associé à des peuplements feuillus paraclimaciques (érables, frêne) nés de la déprise agricole (FOURNIER & PELTIER, 1987).

Les pessières-sapinières d'adret (à *Festuca flavescens*), puis les pessières subalpines mésoxérophiles (à *Juniperus nana* et Airelle rouge) annoncent la zone interne que confirme l'apparition du mélèze, (mélèzeins clairs sur calcaires, ou en ubac sur roches silicatées, mélèze-pin cembro à rhododendron, et hautes herbes).

Dans le secteur sud-occidental, les modèles altitudinaux assez comparables au nord, comportent des hêtraies (avec ou sans sapin) d'une diversité phytoécologique remarquable, depuis le *Cephalanthero-Fagion* mésoxérophile au *Fagion sylvaticae* hygrosciaphile du montagnard supérieur (RAMEAU, 1992).

En conclusion.– le climat nuancé de la zone intermédiaire, favorise :

• la diversification des écosystèmes, naturels et anthropisés (formations à feuillus "dits précieux", BOZON *et al.*, 1994). et la richesse floristique des groupements, infiltrés d'espèces internes et méridionales.

• la différenciation des pédogenèses, (suivant exposition, roches et altitude) :

– carbonatation des sols d'adrets du montagnard (rendzine à dysmull et sols bruns calcaires des pinèdes sylvestres et formations feuillus anthropisés) ;

– généralisation de la brunification calcique en ubac calcaire (hêtraie-sapinière) et de la brunification eutrophe sur roche silicatée, au montagnard.

– la podzolisation océanique atténuée (sols ocreux "cryptopodzoliques") ne concerne que le subalpin, plus particulièrement les stations à rhododendron d'ubac (sols podzoliques).

Le modèle Alpes internes nord-occidentales

La Maurienne (Haute vallée de l'Arc) bénéficie d'un climat d'abri, de continentalité atténuée, par rapport aux Alpes Centre-européennes, mais croissante, de l'aval vers l'amont (FIG. 4c).

Sauf le hêtre, totalement exclu de ce domaine interne (seuil thermique sans doute prépondérant) les autres essences du domaine intermédiaire sont présentes, différenciant des types de forêts et associations, ordonnées davantage en fonction des facteurs locaux que de l'altitude (BARTOLI, 1967 ; PELTIER, 1995) (TAB. I).

Commentaires.– En adret, sur roche calcaire, la notion d'étage tend à s'estomper : groupements xérophiles de pin sylvestre (à *Ononis*) et de pin à crochets en mélange, ce dernier occupant les situations extrêmes. Ericacées et mousses (*Erica herbacea* et hylocomie en fort recouvrement) accompagnent la succession altitudinale pin sylvestre-sapin (montagnard supérieur)-pin à crochets (subalpin), l'épicéa étant pratiquement absent.

Sur roches silicatées (lithologie variée : schistes, grès, quartzites), les modes d'altération pédogénétique et les végétations diversifient mieux que sur roches carbonatées, les étages bioclimatiques.

• Ranker ocreux-xériques de la pinède montagnarde à canche flexueuse.

Source : MNHN

TABLEAU. I.– végétation forestières et sols de Haute-Maurienne (PELTIER, 1995).
Forest Vegetation types and Soils of High Maurienne Valley (from PELTIER, 1995).

	Roche-mère	Exp.	Carbonatées* calcaires et cargneules (Aussois)	Schistes lustrés (calcschistes) (mélange de silicates et de carbonates) (Forêt d'Arc, Lanslebourg)	Silicatées (grès et schistes du Houiller, quartzites , micaschistes) (Forêt d'Orelle)
SUBALPIN	Supérieur	N	Pinède de Pin à crochets à Erica herbacea et Carex sempervirens (sol lithocalcique à humus brut)	Cembraie mésophile acidiphile (et Mélèze) à rhododendron (sol brun à dysmull/moder)	Cembraie mésophile acidiphile à rhododendron (sol podzolisé, moder)
		S	Pinède de Pin à crochets à Ononis rotundifolia et Carex sempervirens (sol humocalcique ou humocalcaire)	Déboisé par l'homme	Cenbraie xérophile acidiphile à Juniperus nana (sol brun ocreux, moder xérique)
	Inférieur	N	Pinède de Pin à crochets à Erica herbacea (sol humocalcique ou humo calcaire)	Pessière mésophile acidiphile à à Vaccinium myrtillus (sol brun acide)	Pessière mésophile acidiphile à à Vaccinium myrtillus (sol cryptopodzolique, moder)
		S	Pinède de Pin à crochets à Ononis rotundifolia (rendzine)	Pinède de Pin à crochets à Vaccinium vitis-idaea ou Pessière à Carex humilis (sol brun à dysmull)	Pessière xérophile acidiphile à Vaccinium vitis-idaea (sol brun ocreux, moder-mull)
MONTAGNARD		N	Pinède sylvestre mésophile à Erica herbacea et Hylocomie (ou Sapinière à Carex alba) (sol brun calcaire ou calcique)	Sapinière mésophile acidicline à Veronica urticifolia (Sol brun colluvial calcique)	Sapinière mésophile acidiphile à Saxifraga cuneifolia (sol brunifié et colluvial, mull-moder)
		S	Pinède sylvestre xérophile à Ononis rotundifolia (Sol brun calcaire, peu évolué)	Pinède sylvestre xérophile à Ononis rotundifolia (sol colluvial calcaire/calcique)	Pinède sylvestre thermoxérophile acidiphile à Deschampsia flexuosa (sol colluvial, ranker, xéro-moder)

• Sols bruns à dysmull de la sapinière mésophile à *Saxifraga cuneifolia.*

• Sols ocreux des pessières subalpines xéro-mésophiles acidiphiles (cryptopodzolisation).

• Sols podzolisés à dysmull de la cembraie à rhododendron.

Sur les schistes lustrés, très micassés, ferrifères, et à réserve calcique, la brunification est la règle du collinéen au subalpin.

En conclusion.– La conjonction des facteurs locaux (exposition, matériaux) joue un rôle essentiel dans la diversification des séquences internes et l'ordonnance des essences forestières, plus ou moins tolérantes au déficit de saturation atmosphérique, au pédoclimat hydrique, et au régime thermique hivernal.

Le modèle Briançonnais (Haute Durance) : pôle de la xéricité estivale (CADEL, 1980 & 1986).

Les effets xérothermiques des influences méditerranéennes remontent le long des séquences induisant une xéricité estivale régionale, accentuée sur les adrets calcaires.

Sur roche carbonatée

En adret.– Groupements xérocalcicoles (à calciphiles) et pédogenèse carbonatée frustre (rendzines grises ou rendzines brunifiées).

Au montagnard : *Ononido-Pinetum sylvestris* et pins à crochets (pierriers à lichens).

Au subalpin : pinède de pin à crochets à *Arctostaphyllos uva-ursi*, *Juniperus nana* et pins cembro épars en haut de séquence.

En ubac.– Des groupements moins xériques (xéromésophiles) et sols brunifiés calcaires, expliquent le mélange, avec le pin à crochets du pin sylvestre et du mélèze au montagnard supérieur-subalpin inférieur (associations à *Valeriana montana*, puis à *Carex austroalpina*) et au subalpin supérieur, la présence très limitée de groupements à pin cembro et rhododendron (*Sesleria albicans*) associés au pin à crochets.

Sur roche silicatée (schistes, grès et quartzites)

En adret.– Des groupements xéromésophiles acidiphiles de la pinède sylvestre montagnarde (*Deschampsio-Pinetum*) sur sols peu évolués (Ranker et sols brunifiés acides). Au subalpin, la pinède de pin à crochets,

Source : MNHN

(*Vaccinium myrtillus*) est en mélange, vers le haut, avec *Pinus cembra* (sur éboulis à *Laserpitium halleri*).

En ubac.– La séquence se rapproche de celle de Maurienne, avec des groupements mésophiles et sols brunifiés, voire acidifiés (et podzoliques) : mélange du mélèze avec le pin sylvestre au montagnard (*Trifolium alpinum*, *Hieracium prenanthoides*), puis au subalpin inférieur, avec le sapin (groupement à *Saxifraga cuneifolia*, sol brun ocreux), et enfin, au subalpin supérieur avec le pin cembro et le *Rhododendron ferrugineum*. À cette dernière station, limitée aux quartzites, correspondent les sols podzoliques à moder-dysmoder épais, tandis qu'ailleurs les humus convergent sur les types à litière épaisse, et horizon OA biostructuré, fréquent en climat montagnard contrasté.

Ainsi, dans le Briançonnais (à rapprocher du Queyras. Vallée du Guil) on constate une diversité des groupements et des sols, plus stationnelle (exposition, roche et microtopographie) qu'altitudinale (CADEL, 1980). De plus, l'anthropisation ancienne a pu être intense, uniformisant les adrets subalpins, et favorisant, à des fins pastorales, les peuplements montagnards clairs de mélèzes et de pins, espèces nomades très colonisatrices.

LE DOMAINE DES APENNINS CENTRALES

Les séquences du massif du Gran Sasso d'Italia (FIG 5.) présentent deux caractéristiques communes essentielles (aux nuances près entre versants nord et sud).

• À l'étage montagnard, un climat dit "tempéré océanique montagnard" (BIONDI 1995), à minimum pluviométrique estival limité, s'estompant rapidement à l'étage subalpin ("altopiano" de Campo Imperatore).

• Une anthropisation intense, dès le montagnard, généralisée au montagnard supérieur et subalpin (étages presque totalement asylvatiques).

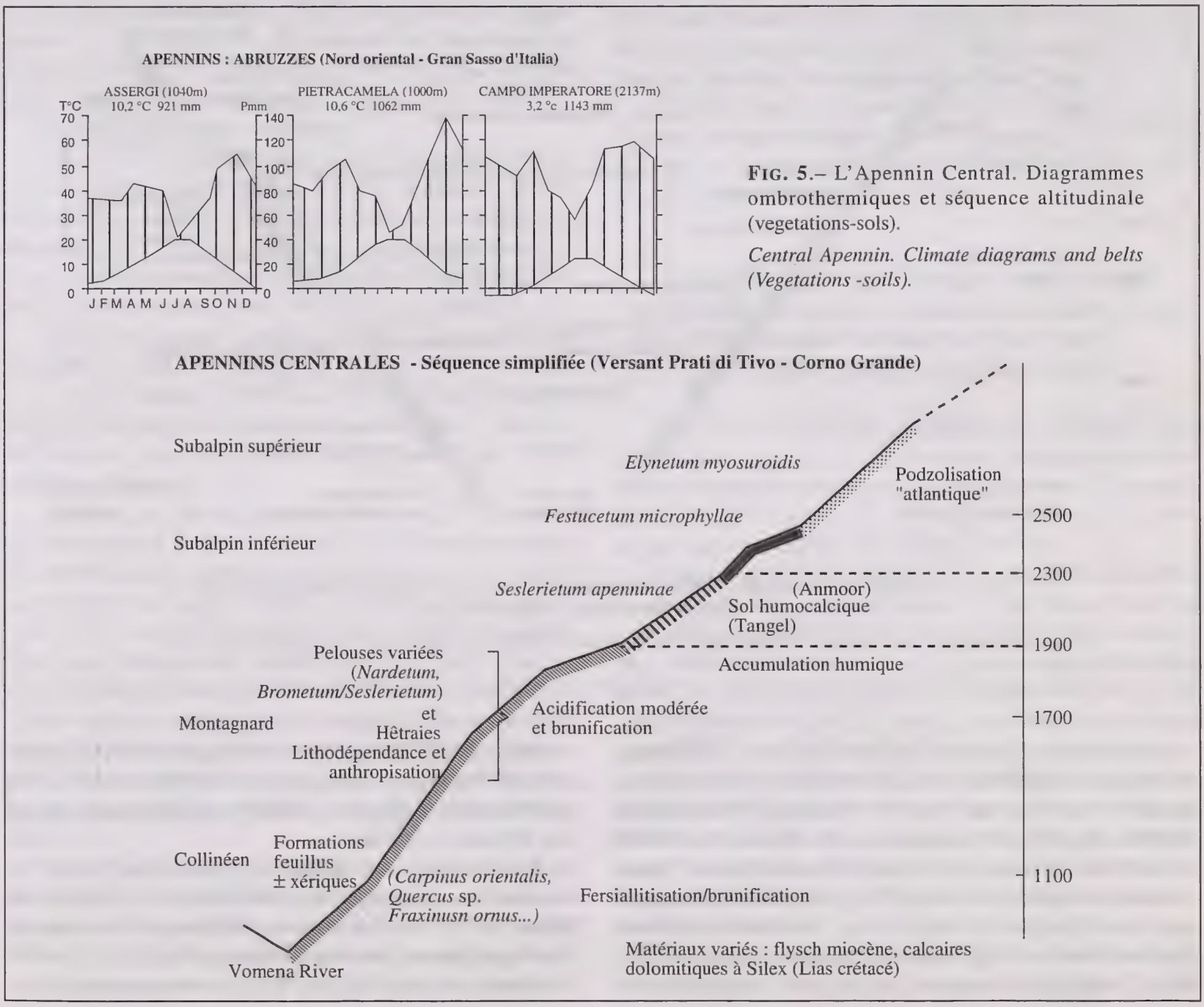


FIG. 5.– L'Apennin Central. Diagrammes ombrothermiques et séquence altitudinale (vegetations-sols).

Central Apennin. Climate diagrams and belts (Vegetations -soils).

Source : MNHN

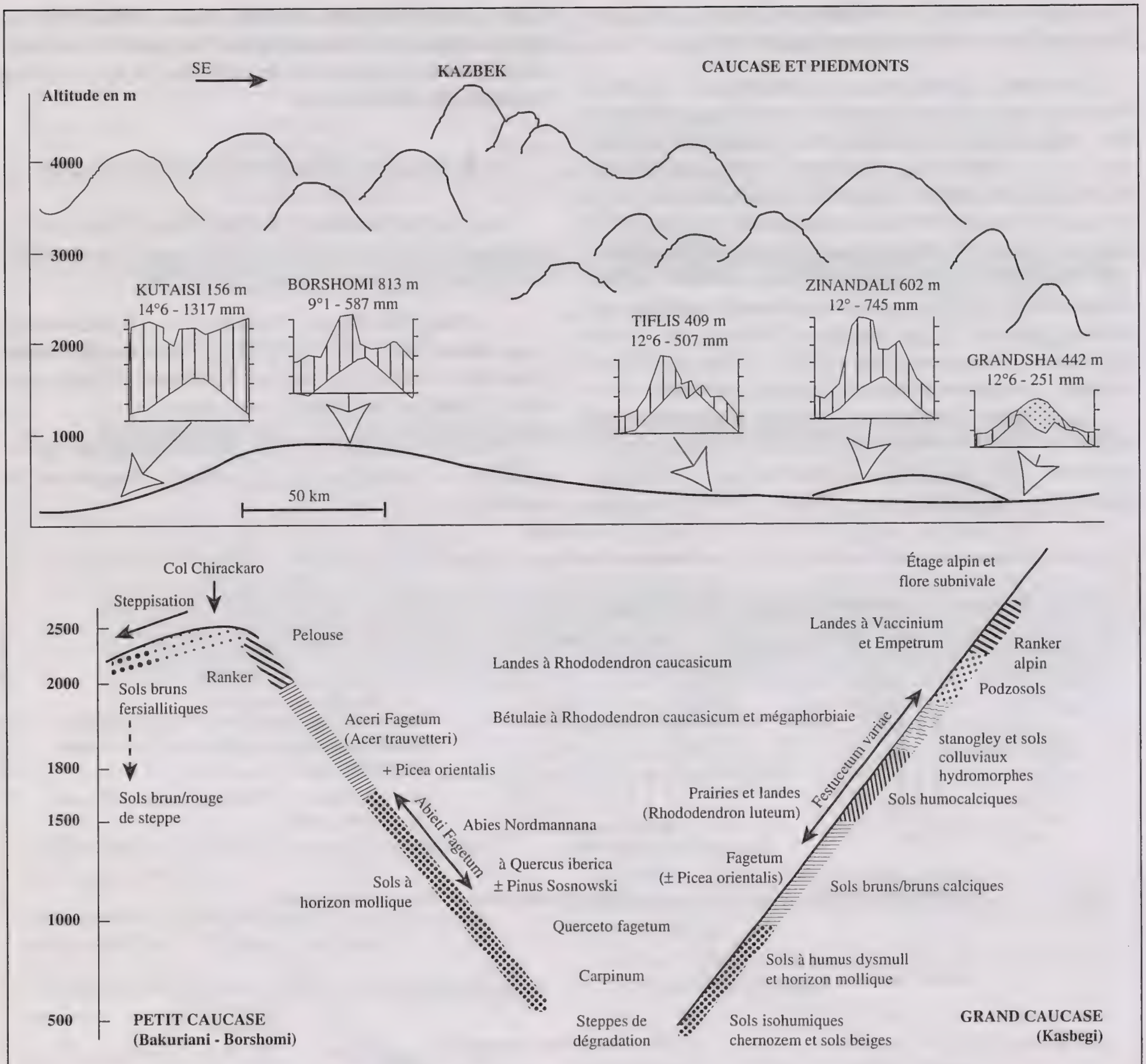


FIG. 6.– Le domaine Caucasien : Grand Caucase et Petit Caucase. Diagrammes ombrothermiques et séquences altitudinales (végétations-sols).

Caucasian Areas : Great (Kasbergi) and Low Caucasus. Climate diagrams and belts (vegetations-soils).

Les travaux de BIONDI, 1995 ; BIONDI *et al.*, 1992 montrent clairement la limitation sublittorale du climat méditerranéen sensu stricto sur la façade adriatique, les formations feuillues du *Querceto Carpinetum*, plus élevées en altitude (et vallées intérieures) pouvant être rattachées à l'étage « thermonémoral » (au sens d'OZENDA, 1994) attesté par une fersiallitisation discrète des sols. Néanmoins, le climat régional n'est pas sans influence sur la séquence altitudinale : influence remontante, surtout thermique, dans le montagnard inférieur et moyen (hêtraies chaudes), et plutôt hydrique dans la zone de transition supérieure du *Fagetum* et pelouses du *Brometum*, à déficit estival marqué, jusque vers 1900 m d'altitude.

Le subalpin asylvatique, appartiendrait plutôt au domaine bioclimatique « subocéanique » (au sens de PACHE, 1991) : du *Seslieretum* à l'*Elynetum*, les sols, sur dépôts glaciaires, calcaires dolomitiques et faciès à silex, confirment cet effet climatique « externe » : accumulation

Source : MNHN

humique, et, vers le haut, « podzolisation océanique » indéniable, mais avec des humus à acidification modérée (pH ≥ 5 pour le profil podzolique humoferrugineux sous *Elynetum*).

Ainsi, le domaine des Apennins centrales, jusqu'au subalpin inférieur est marqué par une « remontée thermohydrique », accentuée par l'anthropisation due au pastoralisme millénaire.

LE DOMAINE CAUCASIEN (ZAZANASHVILII *ET AL.*, 1995 ; WALTER, 1974)

La dépression transcaucasienne d'où émergent le Grand Caucase, et le petit Caucase (au sud-sud-est), a un climat continental à tempéré chaud, (maximum pluviométrique de fin de printemps), à variante steppique, au sud-est, et passage, vers l'ouest au climat subtropical de la Colchide (climax de la Laurisylve).

Au collinéen, les forêts feuillues sont à rapprocher du "thermonémoral" (OZENDA, 1994) : succession des steppes épineuses à Rhamnacées, formations de dégradation du *Carpinetum*, puis du *Querceto carpinetum* (pédoclimat des sols isohumiques ou "cherniques", BAIZE *et al.*, 1995).

Originalité des deux séquences :

• la remontée bioclimatique planitiaire marque très nettement les écosystèmes (associations végétales, activité biologique, et sols) du submontagnard, et montagnard : témoins les sols très profondément humifiés et eubasiques (horizons molliques), caractéristiques de *l'Abieti-Fagetum*, dans le Petit Caucase, jusque vers 1 500 m d'altitude.

• Au montagnard supérieur, et subalpin inférieur (> 1 900 m), grande diversité :

– zones boisées à Bouleaux *(B. litwinowii* et *B. raddeana*), Sorbus (*caucasic*a, *caucasigen*a) et *Acer trautvetteri*, associés ou non à *Rhododendron caucasicum* (landes extraforestières).

– mosaïque, floristiquement très riche, de formations graminéennes à *Festuca varia*, *Anthoxantum* sp., *Helictotrichon* sp., *Bromus variegatus*, *Koeleria gracilis*, comportant des associations mésohygrophiles remarquables (*Anemone fasciculata*, *Veratrum lobelianum*, *Valeriana* alliariaefolia, *Trollius* sp., *Cephalaria tatarica)* et groupements plus mésophiles (*Veronica gentianoïdes*, *Ranunculus caucasicus*, *Geranium platypetalum* ou *ibericum*, *Fritillaria* sp., *Macrotonia equioides*, etc.). Stations plutôt mésoxérophiles, anthropisées : généralisation du *Festucetum variae* (versants sud du Grand Caucase central).

Le subalpin supérieur, dont la limite avec l'alpin est très floue (environ 2 500 m, vers Kazbegi), est encore occupé par le *Festucetum variae* (avec *F. ovina*, *Poa alpina*, *Bromus* sp., *Colpidium* sp.). Cependant la transition bioclimatqiue altimontaine est indéniable : sols podzolisés à accumulation humique correspondant aux landes à *rhododendron caucasicum* passant aux landines à *Vaccinium* (*V. myrtillus et V. vitis-idaea*), *Empetrum* sp., *Polypodium* sp., nombreux carex (dont *Carex tristis*) et autres Cypéracées (*Kobresia*, *Elyna*), et *Primula* (P. *algida*, *amoena*).

En conclusion.– Aux confins eurasiatiques des chaînes "alpiennes", le domaine caucasien, dans sa partie centrale au moins, se distingue :

• par la richesse floristique (endémisme et vicariances écologiques avec les Alpes), et écologique des étages montagnard et, subalpin ;

• par la remontée bioclimatique planitiaire, (Petit Caucase) et ses conséquences sur la diversité thermohydrique des groupements végétaux, associés à des sols, qui même dans la zone altimontaine, restent biologiquement actifs et brunifiés ;

• par la podzolisation humique (non boréale) des landines supérieures (2 400 m et plus) ;

• par une anthropisation très accentuée, et sans doute millénaire, qui explique le caractère asylvatique quasi généralisé, du montagnard supérieur à l'alpin (avec eutrophisation des sols du *Festucetum variae* s.l.) ;

• par la steppisation des paysages de montagne et des écosystèmes très anthropisés des versants sud-ouest du Petit Caucase, en contraste absolu avec les landes subsommitales d'ubac à *Rhododendron caucasicum.*

CONCLUSIONS GÉNÉRALES : DIVERSITÉ ÉCOSYSTÉMIQUE DES ALPES OCCIDENTALES, ET DÉTERMINISME COMPARÉ AVEC D'AUTRES DOMAINES ALPIENS

La spécificité des Alpes occidentales résulte des effets climatiques conjoints de l'océanéité et des influences subméditerranéennes, décroissantes respectivement de l'ouest et du sud, dans une transition très progressive du pôle externe de l'océanéité vers les zones internes.

Ainsi se définit une large zone intermédiaire, ensemble à grande diversité écosystémique, et floristique d'associations (OZENDA, 1985 ; OBERLINKELS, 1987 ; OBERLINKELS *et al.*, 1990), de sapinières, au nord, et au sud, de hêtraies (avec ou sans sapin), depuis *le Cephalanthero-Fagion* (hêtraie mésoxérophile à Buis) jusqu'aux associations mésophiles de *Calamintho-Abietetum*, voir hygrosciaphiles, à *Hordelymus europaeus*, du *Fagion sylvaticae* (RAMEAU, 1992). De plus la zone interne occidentale, qui s'amenuise rapidement vers le sud-est, diffère de la référence "interne centre européen" par une continentalité hydrique et thermique hivernale atténuée, et une tendance xérique estivale.

De même, les processus de pédogenèse, humification et altération biochimique (DUCHAUFOUR, 1995, ROBERT, 1980)

Source : MNHN

traduisent le gradient climatique : en partant du pôle nord externe, sur roches marno-calcaires (faciès très fréquent) la décarbonatation généralisée conduit à la décalcification, et acidification hydromorphique (sapinières-hêtraies à Epicéas du montagnard supérieur). Cette évolution décroît rapidement dans la zone intermédiaire, limitée aux ubacs, et finalement très tenue dans la zone interne. En même temps, l'humification calcique à mull mésotrophe des hêtraies-sapinières externes (sols brunifiées colluviaux) évolue vers les types amphimull-dysmull, indices des contrastes saisonniers croissants).

La podzolisation subalpine - exceptionnelle sur roches carbonatées- (cas des calcaires à silex), peu différenciée et hydromorphique en zone externe, très rare en zone intermédiaire, paraît plus différenciée, et humoferrugineuse dans les cembraies internes à rhododendron ; podzolisation dite "océanique", (à dysmoder, horizon épais, et accumulations spodiques peu condensées meubles), bien différente de la podzolisation "boréale" centre orientale. Avec la xéricité estivale du Briançonnais et vallées internes méridionales, la podzolisation est faiblement exprimée, stationnelle et très rare, même sous landes morcelées à rhododendron avec mélèzes et pin cembro épars (*Vaccinio-Picetum cembrae*) LACOSTE, 1972).

La zone intermédiaire, et notamment méridionale (Est de l'axe Durance-Buech) correspond à la brunification eutrophe généralisée des sols des groupements très diversifiés du montagnard (hêtraies et sapinières) et du subalpin inférieur, colonisé par le sapin (*Trochiscanto-Abietetum albae*, à affinités austro-occidentales et pyrénéennes, LACOSTE, 1972).

Cette entité occidentale intermédiaire, dans son étendue, sa diversité phytoécologique, et sa relative unité biopédologique, du montagnard au subalpin inférieur, n'a pas d'équivalent dans les secteurs alpins orientaux, ni dans le domaine caucasien (Grand Caucase centre oriental) pourtant très diversifié.

Mais qu'en est-il à l'étage alpin ? Pour le secteur occidental, au moins, de la Tarentaise au nord, au Briançonnais au sud, une convergence externe-interne apparaît à l'analyse de nombreux travaux (GUINOCHET, 1938, BRAUN-BLANQUET, 1954, CADEL & GILOT, 1963, GENSAC, 1984, REYNIER, 1988) : référence aux deux grandes unités reconnues de *l'Elyno-Seslieretae* (neutrobasophile) et du *Caricetea curvulae* (acidiphile et roches silicatées), que l'on retrouve d'ailleurs dans l'ensemble alpin et Carpates (IVAN *et al.*, 1993). La convergence se retrouve à plus grande échelle (microtopographie) dans les stations bien différenciées du "thermique" (*Festucetum*, *Caricetum*, *Elynetum*) et du "nival" et combes à neige (*Salicetum*, *Ranunculo-alopecuretum*, etc.). Cette convergence interrégionale très large s'exprime d'ailleurs dans les processus d'altération, essentiellement rhizosphérique, des sols alpins, tels que microdivision des minéraux et argilisation (LEGROS *et al.*, 1977 ; LEGROS, 1993 ; VERGER, 1992 ; DAMBRINE, 1985 ; ROBERT 1980), différenciation des colloïdes humoferriques et enfin ségrégation cryergique (REYNIER, 1988 & BAUDIERE *et al.*, 1979).

Ainsi, l'écocomplexe alpin, met en convergence une grande diversité régionale de séquences altitudinales, en correspondance avec des milieux planitiaires différents par le domaine géobiologique (OZENDA, 1994) et le climat.

L'analyse comparée des modèles bioclimatiques de l'Arc Alpin (*sensu lato*) de l'extrémité sud-ouest atlantique au Caucase, met l'accent sur les distances, mais aussi les filiations phytoécologiques et écosystémiques entre secteurs.

La diversité du secteur occidental (largement exposée sous ses aspects écosystémiques et biopédologiques) résulte des influences combinées des domaines atlantique et subméditerranéen, en gradient très progressif dans une large zone intermédiaire (nombreux groupements originaux des hêtraies et sapinières).

Les modèles des Alpes Centre orientales et des Carpates (contexte climatique subatlantique à l'ouest, à subcontinental, et plus tempéré vers le sud) sont en filiation étroite notamment :

- transition rapide du gradient transverse (externe-interne) : zone intermédiaire réduite et peu individualisée
- séquences altitudinales contrastées (groupements eubasiques des hêtraies-sapinières et sols molliques subcarpatiques, au contact des groupements acidiphiles de pessière subalpine et podzolisation boréale), et très convergentes au subalpin supérieur (*Rhodoreto-Mugetum* à humus de mor "boréal" épais.

La situation plus orientale des Carpates et la géomorphologie glaciaire assez uniforme ont favorisé une anthropisation intense du subalpin inférieur et moyen des versants méridionaux, et ainsi, l'eutrophisation des écosystèmes secondarisés (*Festucetum*).

Le Caucase central appartient à un domaine thermonémoral eurasiatique très particulier (climat et chorologie) :

- optimalisation thermique (et thermodynamique) et richesse floristique remarquable des écosystèmes collinéens et montagnards
- eutrophisation généralisée des sols et humus des groupements végétaux pourtant très diversifiés (mégaphorbiaies stationnelles fréquentes), jusqu'au subalpin moyen. Seule la transition vers l'alpin (peu individualisé), au-dessus de 2400 m d'altitude, annonce, par les profils de sols à cryptopodzolisation humique type ranker, la convergence alpine interrégionale déjà évoquée.
- l'antropisation millénaire (grands versants sud du Caucase) a estompé les limites phytoécologiques des étages, depuis le montagnard supérieur, favorisant ainsi l'extension très large des groupements prairiaux ubiquistes apparentés au *Festucetum variae*.

Source : MNHN

L'ancienneté et l'ampleur de l'anthropisation est aussi l'apanage des montagnes du domaine méditerranéen. Sous cet angle, le rapprochement entre le Caucase et les Apennins, peut permettre de relever quelques similitudes d'écologie paysagère, sinon phytoécologiques.

- DANS L'APENNIN, l'ubiquité des formations prairiales secondaires (*Brometum*, *Seslieretum* et *Festucetum* subalpin) a radicalement éliminé les formations ligneuses climaciques, hormis les îlots de hêtraies (ou de pin mugho en quelques stations subalpines).

- Le subalpin supérieur (*Elynetum* et sol podzolique humique "type océanique") COMME DANS LE CAUCASE, FAIT TRANSITION VERS UN ÉTAGE ALPIN TRES RÉDUIT, EN CONVERGENCE AVEC LES AUTRES SECTEURS ALPINS.

Ainsi, dans les montagnes tempérées "alpiennes", les particularités des écosystèmes de chaque massif résultent en premier lieu du climat régional planitiaire, modulé par les gradients altitudinaux, et transversaux, liés à la configuration (ou physiographie) du massif. Enfin, la biodiversité, dont la richesse floristique (particularités chorologiques du Caucase) et l'ordonnance des végétations climaciques peuvent être profondément modifiees par l'anthropisation et ses viscissitudes historiques. Vers l'ouest et le Centre oriental des Alpes, l'anthropisation des paysages n'a jamais atteint l'extension généralisée et l'ampleur de celle observée dans deux secteurs très disjoints pourtant, les Apennins et le Caucase.

REMERCIEMENTS

Je remercie chaleureusement mon collègue Jean-Paul PELTIER pour ses conseils éclairés et son aide déterminante dans la conception et la réalisation de cet article de synthèse, et Monsieur Jean-Pierre GUICHARD pour sa collaboration attentive à la mise au point originale des illustrations.

BIBLIOGRAPHIE

BAIZE, D., GIRARD, M.C. et coll., 1995.– *Référentiel pédologique*. Eds., INRA-AFES, Paris : 324 p.

BARTOLI, Ch., 1966.– Études écologiques sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. *Ann. Sc. Forest.*, XXIII, 3 : 321 p.

BAUDIERE, A., SERVE, L.& SOUTADE, G. 1979.– Les milieux supraforestiers des Pyrénées orientales. *In* : Colloques "*Écologie et Végétation*". Toulouse : 16-23.

BIONDI, E., 1995.– *Fitosociologie ed ecologia del Paesagio*. Coll. phytosociol., XXI, 1-12.

BIONDI, E., ALLEGREZZA, M., BALLILI, S., CALANDRA, S., CRISCOUTE, M.F., FRATTAZOLI, A.R., GRATINI, L., ROSSI, A. & TAFFETANI F, 1992 - Indagini per una cartographia fitoecologica dell-altipiano di Campo Imperatore Gran Sasso d'Italia. *Boll. A.I.C.*, 86 : 85-98.

BOZON, N, BRUN, J.-J. & GROSSI, J.-L., 1994.– Distribution of some harwood decidous trees in the French Alps. Multilevel approches. *Écologie*, 25 (2) : 111-118.

BOISSIER, J.-M., PELTIER, J.-P. & SOUCHIER B, 1996, - *Le massif des Bauges. Types de stations et relation stations-production*. Laboratoire Écosystèmes Alpins, Université Joseph Fourier, Grenoble 1 : 240 p.

BRAUN-BLANQUET, J., PALMANN, H., & BACH, R., 1954.– Pflanzensociologische and Boden Kund National par liche Untersuchungen im Schweizerischen National park. II. Vegetation und Böden der Wald und Zwergstranch gesellschaften (*Vaccinio-Piceetalia*). *Drucke Lüder A.G. Liestal* : 200 p.

CADEL, G., 1980.– Séries de végétation et sols du subalpin briançonnais sur roches mères silico-alumineuses. Comparaison avec la Maurienne et la Tarentaise. *Science du Sol*, 4 : 249-264.

CADEL, G., 1996.– *Relevés phytosociologiques des groupemenst forestiers du Briançonnais*. Documents inédits communiqués par l'auteur.

CADEL, G., & GILOT, J.-C., 1963 - Feuilles de Briançon. *Doc. Cart. Végét. Alpes*, I : 91-140.

DUCHAUFOUR, Ph., 1995.– *Pédologie. Sol, végétation et environnement*. Eds, Masson, Paris, Abrégés, 4e éd., 324 p.

DAMBRINE, E., 1985 - *Contribution à l'étude de la répartition et du fonctionnement des sols de haute montagne (massifs des Aiguilles rouges et du Mont Blanc)*. Thèse de Doctorat ès Sciences. Paris VII, 265 p.

FOURNIER, J. & PELTIER, J.-P., 1987.– Les secteurs biogéographiques de la Maurienne (Savoie). *Doc. Cart. Ecol., Grenoble,* XXX : 3-24.

GENSAC, P., 1984.– Relations sol/végétation an niveau de l'étage alpin de la Vanoise *Doc. Eco. Pyrénéenne*, III-I : 431-435.

GUINOCHET, M., 1938, - *Études sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Lyon : 458 p.

IVAN, D., CHIFU, T., DONIȚĂ, N., COLDEA, G., SANDA, V., POPESCU, A., BOSCAIN, N. & NITITELU, D. 1993.– *Végétation potentielle de la Roumanie. Braun Blanquetia,* 9 : 79 p.

LACOSTE, A., 1972, - *La végétation de l'étage subalpin du bassin supérieur de la Tinée (Alpes Maritimes)*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Univ. Paris, Orsay : 295 p.

LEGROS, J.-P., 1992 - *Soils of Alpine mountains in Weathering Soils and Paleosols*. Martini J.-P. & Chestworth W. Eds. Elsevier : 155-181.

LEGROS, J.-P. & CABIDOCHE, Y.M., 1977.– Les types de sols et leur répartition dans les Alpes et les Pyrénées. *Doc. Cart. Eco. Grenoble*, XIX : 1-19.

MAYER, H., 1974 - *Wälder des Ostalpen zaumes*. Eds., Fischer, Stuttgart : 344 p.

MICHALET, R., 1991.– *The example of distribution of some important forest species in the Alps*. Vol. Jubilaire, J.-L. Richard. Diss. Bot., Eds.J. Cramer, Stuttgart : 258 p.

NUMATA, M., 1974 - *The flora and Vegetation of Japan*. Eds. Elsevier, Tokyo, Amsterdam : 294 p.

OBERLINKELS, M., 1987.– *Étude phytosociologique des vallées occidentales du massif des Écrins*. Doctorat, Univ. Grenoble : 124 p.

OBERLINKELS, M., CADEL, G., PAUTOU, G. & LACHET, B., 1990 - Zonation biogéographique des Alpes dauphinoises à partir de l'étude comparative des sapinières et Pessières. *Ann. Sci. For.*, 47 : 461-481.

OZENDA, P., 1982.– *Les végétaux dans la Biosphère*. Eds. Doin, Paris, 432 p.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Eds. Masson, Paris : 335 p.

OZENDA, P., 1994.– *Végétation du continent européen*. Eds, Delachaux et Niesle : 271 p.

PACHE, G., 1991.– *Aridité et continentalité, facteurs explicatifs de la*

Source : MNHN

répartition des végétaux. Mém. D.E.A., Univ. Joseph Fourier, Grenoble : 61 p.

PELTIER, J.-P., 1995.– *Associations forestières montagnardes et subalpines de Haute- Maurienne*. Doc. Enseign. Maîtrise Biol. Organ. Popul., Univ. Joseph Fourier Grenoble.

RAMEAU, J.-C., 1992.– Dynamique de la végétation à l'étage montagnard des Alpes du sud. Première approche d'une typologie hêtraies et hêtraies-sapinières. *Rev. For. Fr.*, 5 : 393-414.

RAMEAU, J.-C., 1993.– *Types d'habitats forestiers, de landes, de fruticées, de lisières remarquables sur le plan patrimonial.* ENGREF Nancy Edit. : 505 p.

REYNIER, Ph., 1988.– *Étude phytoécologique et pédologique de stations sur schistes lustrés en Haute Ubaye et régions avoisinantes, aux étages alpins et subalpins supérieurs d'adret.* Doctorat Univ. Grenoble : 182 p.

RICHARD, L. 1985.– Contribution à l'étude bioclimatique de l'Arc Alpin. *Doc. Cart. Écol.*, 28 : 33-64.

RICHARD, L. 1987.– Contribution à l'étude des vallées internes des Alpes occidentales. *Doc. Cart. Écol.*, 30 : 113-136.

ROBERT, M., 1980.– Pédogènèse et minéralogie des sols de haute montagne cristalline (étages alpin et subalpin) des Alpes et des Pyrénées. *Bull. A.F.E.S.*, 4 : 313-336.

SOIL SURVEY STAFF, 1975.– *Soil taxonomy, Soil conservation Service, Agriculture.* Handboock 436, Washington DC : 754 p.

SOUCHIER, B., 1979.– Un exemple de séquence altitudinale dans les Carpates. *Ann. Univ. Savoie, Sc. Nat.*, 4 : 7-11.

VERGER, J.-P., 1992.– *Vegetation and Soils in the Valle d'Aosta. In* : Proceedings of the first International Conference on Serpentine Ecology-Hampshire : 175-195.

WALTER, H., 1974.– *Die Vegetation osteuropas Nord and Zentral Asian.* Eds. G. Fischer Verlag, Stuttgart : 451 p.

ZAZANASHVILII, N., GAGNIDRE, R. & NAKHUTSRIVILII, G., 1995.– High mountain vegetation on the new vegetation map of Georgia. *J. Veget. Sci.*, 6 : 157-158.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 37-42

THE SIGNIFICANCE OF THE CLIMATIC TRANSITION ZONE FOR BEECH AND SPRUCE DISTRIBUTION IN THE SWISS ALPS*

Monika ADAM

Aussiger Wende 6B, 30559 Hannover, Deutschland
(kcd77@dial.pipex.com)

SUMMARY
(original scientific paper)

In the Alps four distinct temperature zones between 800 and 2600 m have been determined from Swiss and Austrian meteorological data. It is assumed that environmental factors which may have a stress effect on beech are strongly pronounced particularly in the so-called transition zone at 1300-1700 m. Hence, by way of example, thermal and edaphic factors and their interrelationships were studied with respect to the specific nature of the temperature zones and their impact on beech occurrence, particularly in the transition zone. In Tamina valley, Swiss Northern Alps, 31 research plots were established between 900 and 1800 m in order to carry out climatic, edaphic and phytosociological measurements. The results show that in the transition zone the complex interrelation between climatic and edaphic factors including human impact can lead to unfavourable (and even toxic) edaphic conditions at base-poor sites, thus lowering the beech upper limit. However, at base-rich sites where the soil buffer capacity is high, beech approaches its climatic growth limit.

KEY WORDS: Swiss Alps - *Fagus sylvatica* - *Picea abies* - Temperature zones - Transition zone - Climatic factors - Edaphic factors - Human impact.

RÉSUMÉ
(travail original)

SIGNIFICATION DE LA ZONE DE TRANSITION CLIMATIQUE POUR LA DISTRIBUTION DU HETRE ET DU SAPIN DANS LES ALPES SUISSES
Dans les Alpes quatre zones thermiques distinctes entre 800 et 2600 m ont été déterminées sur la base des données météorologiques de la Suisse et l'Autriche. Il est supposé que les facteurs du milieu, qui peuvent avoir un effet de pression sur le hêtre, sont plus fortement prononcés, particulièrement dans la zone de transition à 1300-1700 m. Donc à titre d'exemple, les facteurs thermiques et édaphiques et leurs inter-rapports sont étudiés en ce qui concerne la nature précise des zones thermiques et leur impact sur la distribution du hêtre, particulièrement dans la zone de transition. Dans la vallée de la Tamina, dans les Alpes du Nord Suisses, 31 postes de recherche ont été établis entre 900 et 1800 m pour procéder à des mesures climatiques, édaphiques et phytosociologiques. Les résultats indiquent que dans la zone de transition le rapport entre facteurs climatiques et édaphiques y compris l'impact de l'homme peut former des conditions édaphiques défavorables (et même toxiques) sur les sites pauvres en calcaire actif, et peut ainsi abaisser la limite la plus élevée du hêtre. Toutefois, le hêtre approche de la limite de croissance climatique sur les sites riches en calcaire actif où la décarbonatation est modérée.

MOTS CLÉS : Alpes Suisses - *Fagus sylvatica* - *Picea abies* - Zones thermiques - Zone de transition - Facteurs climatiques - Facteurs édaphiques - Impact de l'homme.

INTRODUCTION

Based on data from the Swiss Meteorological Institute (SMA; SCHÜEPP, 1967) and the Hydrographical Services in Austria (Hydrographischer Dienst in Österreich, 1964) a study of temperature gradients between 800 and 2600 m has identified four temperature zones, namely (FIG. 1): the ground inversion zone (below c. 1000 m); the thermal belt (c. 1000-1300 m); the transition zone (c. 1300-1700 m); and the atmospheric air stream zone (above c. 1700 m). Apart from different lapse rates these zones are additionally characterised by deviating moisture conditions (FURGER *et al.*, 1989) and a differing radiation climate (GANSSEN, 1972) (TAB. I). Moreover, all temperature zones below 1700 m are strongly affected by the vertical wind system, while above 1700 m the horizontal wind system prevails (VERGEINER & DREISEITL, 1987).

* Manuscrit reçu le 3 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 11 septembre 1997.

Source : MNHN

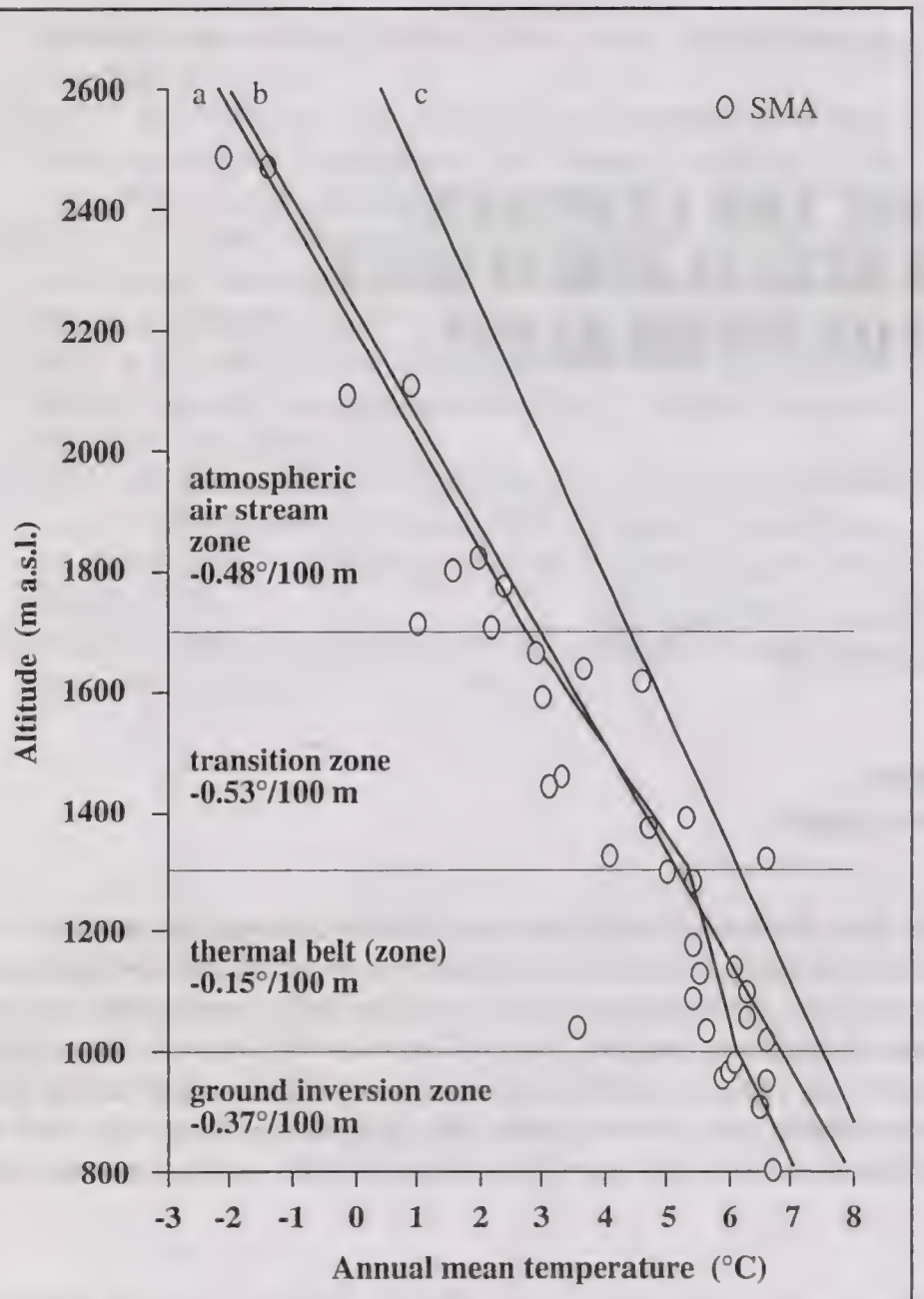


FIG. 1.– Temperature gradients in the Swiss Alps.
a: discontinuous decrease of the mean air temperature.
b: mean air temperature gradient of -0.55° C per 100 m.
c: mean soil temperature gradient of -0.45° C per 100 m at 120 cm soil depth.
SMA: stations of the Swiss Meteorological Institute.

Les gradients thermiques dans les Alpes Suisses.
a: abaissement discontinu de la température moyenne annuelle de l'air.
b: gradient de la température moyenne annuelle de l'air de -0.55° C à 100 m;
c: gradient de la température moyenne annuelle du sol de -0.45° C à 100 m dans 120 cm profondeur;
SMA: stations de l'Institut Météorologique de la Suisse.

For the Swiss Alps the temperature gradients were compared with the altitudinal distribution of beech (*Fagus sylvatica* L.) and spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) using the phytosociological data base of the Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL; WOHLGEMUTH, 1992). The comparison of both the climatic and phytosociological data bases shows that the different climatic conditions and in particular the different thermal conditions strongly influence the altitudinal distribution of beech and spruce (FIG. 2). In the ground inversion zone, beech occurs at relatively warmer sites than spruce, and in the case of regular late frosts it ascends to higher altitudes. In the thermal belt, the distribution pattern of beech and spruce hardly differs, suggesting that the naturally dominant occurrence of beech or spruce is often related to local edaphic conditions. In the transition zone, spruce ascends along an imaginable line between the mean air and soil temperature gradients. However, beech does not pass beyond the annual mean air temperature of 5°C, and it seems to become increasingly dependent on favourable local effects until it finally reaches its upper limit at c. 1700 m. The objective of the research project was to study, by way of example, the thermal and edaphic factors and their interrelation regarding (1) the specific nature of the four temperature zones, and (2) their impact on the distribution of beech and spruce particularly in the transition zone.

TABLE I.– Climatic characteristics of temperature zones between 800 and 2600 m in the Swiss Alps.

Caractéristiques climatiques des zones thermiques entre 800 et 2600 m dans les Alpes Suisses.

Temperature zone	Altitudinal range (m)	Relative Humidity %	Other climate characteristics
Ground inversion z.	< 1000	c. 80-90	local frosts
Thermal belt (z.)	1000-1300	c. 60	air temperature higher than below or above
Transition z.	1300-1700	> 60	strong radiation
Atmospheric air stream z.	> 1700	> 80	high precipitation (rain and snow), fog

TABLE II.– Characteristics of the research plots in the Tamina and Calfeisen valleys.

Caractéristiques des stations étudiées dans les vallées de la Tamina et de Calfeisen.

Research area	Grossalp Forest	Ragoler Forest	Calfeisen valley
Height of plots (m)	1250 - 1700	950 - 1470	1250 - 1760
Number of plots in stands	9	9	7
Number of plots in gaps	3	3	0
Beech upper limit (m)	1600	1300	1300

SITE CHARACTERISTICS AND METHODS

The study sites are located in Tamina valley in the Swiss Inner Northern Alps, 9°15' to 9°30' E and 46°50' to 47°00' N. Calcareous rocks and sediments (limestone,

Source : MNHN

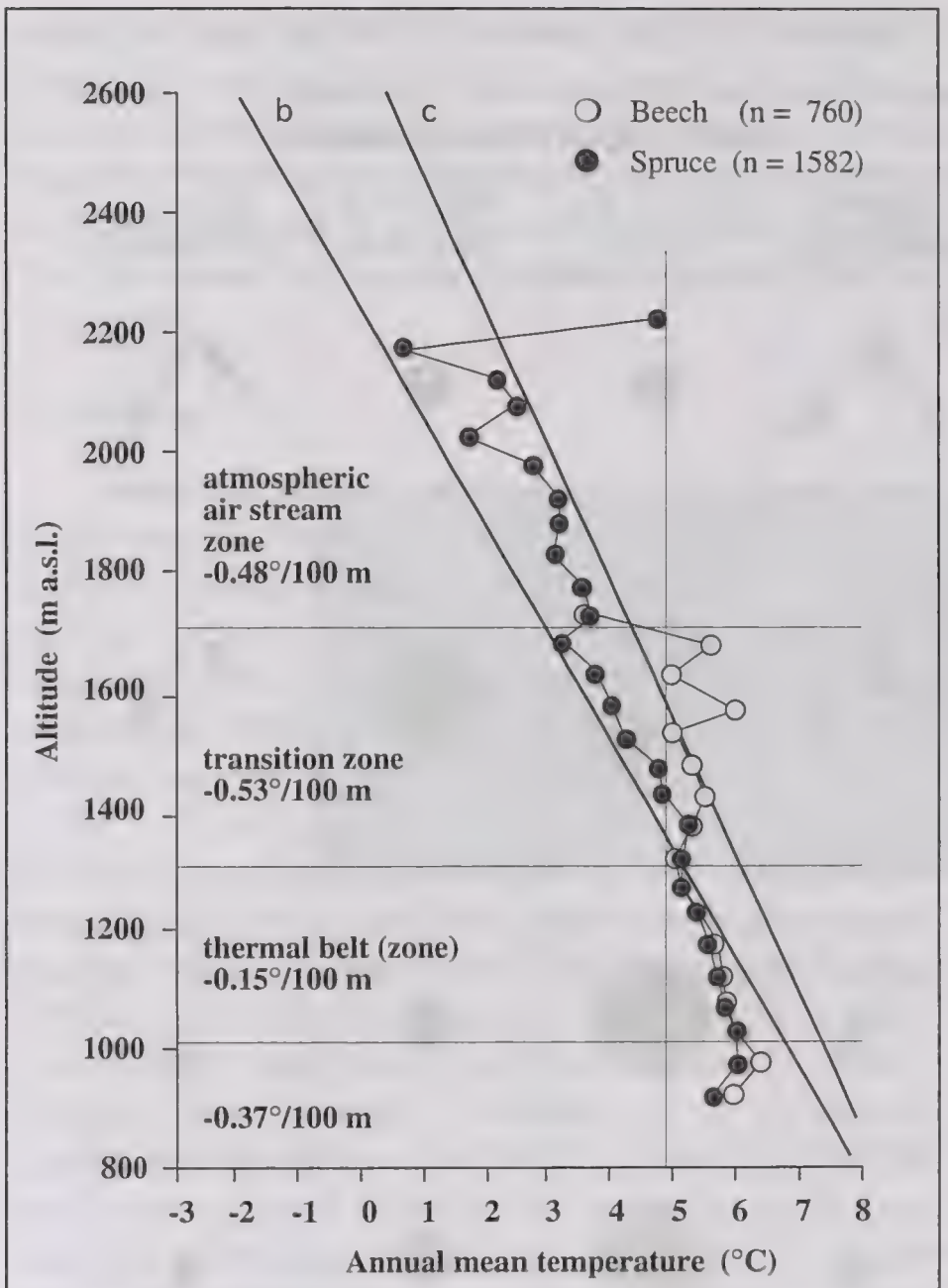


FIG. 2.– Altitudinal distribution pattern of beech and spruce in the Swiss Alps.

b : mean air temperature gradient of -0.55° C per 100 m;
c : mean soil temperature gradient of -0.45° C per 100 m at 120 cm soil depth.

Distribution altitudinale du hêtre et du sapin dans les Alpes suisses.

b : gradient de la température moyenne annuelle de l'air de -0.55° C à 100 m;
c : gradient de la température moyenne annuelle du sol de -0.45° C à 100 m dans 120 cm de profondeur.

lime-rich moraine, calcareous slates) dominate, and flysh is common in Calfeisen valley, a side valley of the Tamina valley system.

Altogether 31 research plots of stands and gaps were established in Grossalp Forest at Kunkelspass, Ragoler Forest near St. Pfäfers and Calfeisen valley (incl. Sardona Forest) for measurements during May/June to October 1991-1993 (TAB. II). The beech upper limit in Grossalp Forest is present at 1600 m, and in both Ragoler Forest and Calfeisen valley at c. 1300 m.

The following studies and measurements were carried out: (1) Vegetation: phytosociological studies (BRAUN-BLANQUET) and ecological indicator value analyses, interpretation of historical records. (2) Climate: measurements of effective mean air temperature (PALLMANN), minimum/maximum temperature and daily air temperature, soil temperature in different soil depths, and relative humidity. (3) Soil: studies of soil profile and humus form; determination of pH value, cation concentrations, cation exchange capacity (CEC), base saturation (BS), phosphate availability, carbonate content, total carbon and nitrogen content.

RESULTS

VEGETATION RESEARCH

A literature review and field research revealed the following woodland communities for Tamina and Calfeisen valleys:

- Beech woodland: *Carici albae-Fagetum*; *Lonicero alpigenae-Fagetum*;
- Silver Fir (*Abies alba* Mill.)-Beech and Spruce-Fir woodland: *Abieti-Fagetum typicum*; *Abieti-Fagetum, Carex alba-variant*; *Carici albae-Abietetum*; *Galio rotundifolii-Abietetum*;
- Spruce woodland: *Veronico latifoliae-Piceetum*; *Sphagno-Piceetum calamagrostietosum villosae*;
- Pine woodland: *Erico-Pinetum silvestris*.

The classification of beech and pine woodlands below 1300 m and spruce woodlands above 1600 m is clear due to the predominance of tree species and differentiating herb layer species. However, the classification of mixed tree stands in the transition zone at 1300-1600 m is often vague and based on groups of differentiating herb layer species which largely indicate local climatic and edaphic rather than syntaxonomic differences.

However, the relevance of the transition zone for the species composition and woodland structure can be physiognomically documented, e.g.:

- arborescent beeches having poly-stems;
- inconsistent or failing beech regeneration;
- changes in the life-form spectra of *Piceetum* and *Abietetum,* i.e. an increase of woody chamaephytes and therophytes, and a decrease of summer-green phanerophytes and geophytes;
- steady decrease in α-diversity values of beech and spruce woodlands.

CLIMATE MEASUREMENTS

The transition zone clearly deviates from other temperature zones regarding air and soil climate characteristics (FIG. 3):

Source : MNHN

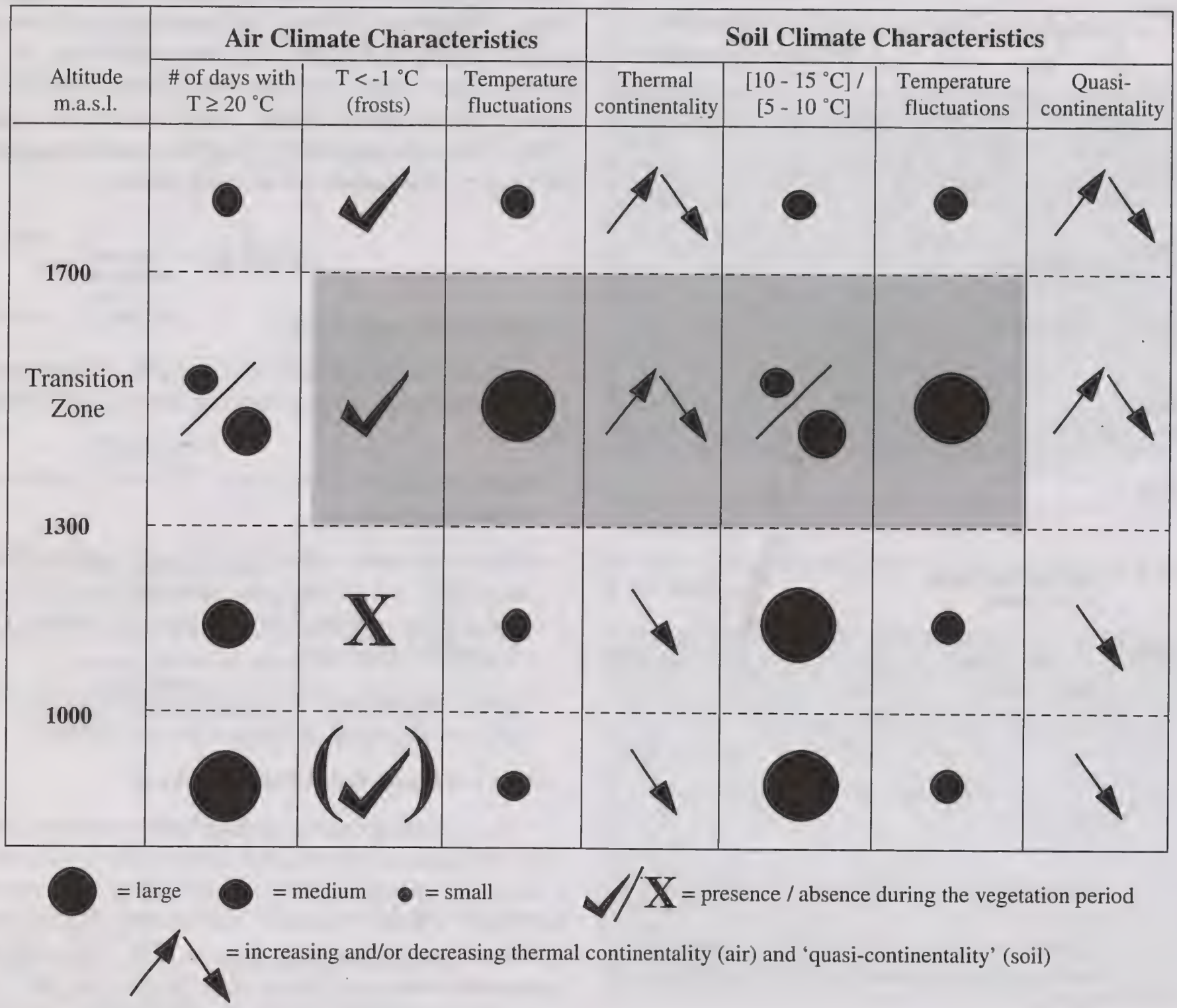


FIG. 3.– Characteristics of the transition zone with regard to air and soil climates during the vegetation period.
Caractéristiques de la zone de transition relativement aux climats de l'air et du sol pendant la période de croissance végétative.

Air climate

- abrupt decrease in the number of days with daily maximum temperature above 20°C causing diminished development of next years beech flower buds;
- late frosts during the vegetation period;
- large temperature fluctuations in stands and gaps;
- impact of increased thermal continentality on beech occurrence.

Soil climate

- abrupt decrease of the temperature range [10-15°C] having an impact on root and mycorrhiza physiological processes;
- large temperature fluctuations in stands and gaps;
- impact of increased 'quasi-continental'[1] conditions on beech occurrence due to air climate and soil physical properties.

SOIL ANALYSIS

Table III shows the results of the soil classification. For all soil chemical factors measured only the Ca/H ratio was found to reach toxic values (Ca/H < 1) possibly limiting beech occurrence (LJUNGSTRÖM & STJERNQUIST, 1993). These toxic values were observed in the main root space of strong acidic brown earths in Ragoler Forest above 1300 m and in the podzol in Sardona Forest. The strong and abrupt acidification of soils in Ragoler Forest above 1300 m can-

[1] Definition of 'quasi-continentality': The soil temperature is, regardless of the soil depth, significantly negatively correlated with altitude. However, the gradient angle of the temperature gradients decreases with increasing soil depth in oceanic areas, and increases with increasing soil depth in continental areas. In other words, the continentality of the soil, i.e. the 'quasi-continentality' (not to confuse with climatic conditions of the air), increases with increasing soil depth in oceanic areas and decreases with increasing soil depth in continental areas.

Source : MNHN

not be explained by initially unfavourable soil chemical or physical properties. The cyclical and non-cyclical form of temporal de-coupling of mineralisation and ion uptake (ULRICH, 1981) has to be considered as a possible acidification mechanism which is very sensitive to (micro-)climatic changes caused by seasonal variation, foehn effects or clear-cutting.

SYNTHESIS

Using principal component analysis (PCA) an ordination of the research plots was carried out regarding topographic (altitude), climatic (thermal continentality, mean soil temperature) and edaphic factors (CEC, BS, pH, different cation ratios, PO_4). The analyses resulted in four distinctly separate groups: Ragoler Forest below 1300 m, Ragoler Forest above 1300 m, Grossalp Forest and Sardona Forest. The transition of the '*Abieti-Fagetum typicum/Galio rotundifolii-Abietetum*' ecotone in Ragoler Forest at 1300 m is discontinuous (abrupt) as indicated by the gradient angle of the regression lines which is positive below 1300 m and negative above 1300 m. In contrast, the transition of the '*Abieti-Fagetum, Carex alba variant/Veronico latifoliae-Piceetum*' ecotone in Grossalp Forest at 1600 m is continuous or mosaic-like depending on the micro-relief. Hence, in Grossalp Forest the beech upper limit at 1600 m is climatically conditioned because it approaches the climatic growth limit. In Ragoler Forest, the beech upper limit at 1300 m is edaphically conditioned by toxic proton concentrations. Finally, in Calfeisen valley (incl. Sardona Forest) the assignment of an upper limit and ecotone type is uncertain because of the limited amount of soil chemical data.

CONCLUSIONS

The research discussed above has shown the significance of the transition zone for the occurrence of beech and spruce in the Alps. Accordingly, the occurrence of beech in the transition zone is governed by three environmental factor groups:

- local climatic factors (e.g. late frosts, daily maximum temperatures, drought, continentality);
- local edaphic factors (e.g. buffer range, CEC, BS, hydrology);
- human impact (e.g. clear-felling, afforestation).

In the transition zone of base-poor sites there is a potential disposition for soil acidification induced by the complex interrelation of all three factor groups. These interactions can create locally unfavourable edaphic (and even toxic) conditions for beech establishment and hence lower the beech upper limit. In the transition zone of base-rich sites where the soil buffer capacity is high, we find that beech approaches its climatic growth limit (compare MAYER & ZUKRIGL, 1975). The significance of the above findings at the local level becomes apparent when we consider the cumulative results of such local effects at the regional level. For example, we can observe that along the Alpine Mountain Range from West to East and from North or South into Central Alpine areas the continentality factor becomes more significant above 1000 m (ADAM, 1995), and the beech upper limit generally declines from West to East and towards the central parts of the Alps (e.g. KUOCH, 1954; MAYER, 1974; OZENDA, 1988).

REFERENCES

ADAM, M., 1995.– Die Übergangszone von Buchen- und Fichtenwald in den nördlichen Kalkalpen - klimatische, edaphische und vegetationskundliche Aspekte. *Dissertationes Botanicae*, 255: 1-272.

FURGER, M., WANNER, H., ENGEL, J., TROXLER, F.X. & VALSANGIACOMO, A., 1989.– Zur Durchlüftung der Täler und Vorlandsenken der Schweiz. Resultate des Nationalen Forschungsprogrammes 14. *Geographica Bernensia,* P20: 1-162.

TABLE III.– Soil classification of the research plots in the Tamina and Calfeisen valleys. The definition of the buffer ranges follows GISI *et al.* (1990).
Classification dans les stations étudiées dans les vallées de la Tamina et de Calfeisen. La définition de l'échelle de la décarbonatation est basée

Research area	Soil type	Humus form	Buffer range in main root space
Grossalp Forest	Calcareous and eutric brown earth, Rendzina	Typical mull, typical moder	Carbonate
Ragoler Forest (< 1300 m)	Eutric and weak acidic brown earth	Typical mull	Carbonate
Ragoler Forest (> 1300 m)	Gleyic strong acidic brown earth	Acidic mull	Silicate, variable loading
Sardona Forest	Podzol	Typical mor (raw humus)	Aluminium, iron

Source : MNHN

GANSSEN, R., 1972.– *Bodengeographie mit besonderer Berücksichtigung der Böden Mitteleuropas*. 2nd ed., Koehler-Verlag, Stuttgart: 325 p.

GISI, U., SCHENKER, R., SCHULIN, R., STADELMANN, F.X. & STICHER, H., 1990.– *Bodenökologie*. Thieme, Stuttgart: 304 p.

HYDROGRAPHISCHER DIENST in ÖSTERREICH, 1964.– Die Niederschläge, Schneeverhältnisse, Luft- und Wassertemperaturen in Österreich im Zeitraum 1951-1960. *Beitr. z. Hydrographie Österreichs*, 38: 1-480.

KUOCH, R., 1954.– Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weißtanne. *Mitt. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes.*, 30: 133-260.

LJUNGSTRÖM, M. & STJERNQUIST, I., 1993.– Factors toxic to beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in acid soils. *Plant and Soil*, 157: 19-29.

MAYER, H., 1974.– *Wälder des Ostalpenraumes*. Fischer, Stuttgart: 344 p.

MAYER, H. & ZUKRIGL, K., 1975.– Zur Bedeutung sogenannter nadelbaumfördernder und laubbaumfördernder geologischer Unterlagen für die Verbreitung von Waldgesellschaften in den Ostalpen. *In*: TÜXEN, R. (ed.), *Vegetation und Substrat*. Ber. Internat. Sympos. Internat. Vereinig. Vegetationsk., Vaduz: 289-315.

OZENDA, P., 1988.– *Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum*. Fischer, Stuttgart: 353 p.

SCHÜEPP, M., 1967.– Lufttemperatur, 3. und 4. Teil. *Beih. Ann. Schweiz. Meteorol. Zentralanst. (Jg. 1966), Klimatologie der Schweiz*, C: 63-106.

ULRICH, B., 1981.– Ökologische Gruppierung von Böden nach ihrem chemischen Bodenzustand. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.*, 144: 289-305.

VERGEINER, I. & DREISEITL, E., 1987.– Valley winds and slope winds - observations and elementary thoughts. *Meteorol. Atmos. Phys.*, 36: 264-286.

WOHLGEMUTH, T., 1992.– Die vegetationskundliche Datenbank. *Schweiz. Z. Forstwes.*, 143: 22-36.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 43-48

LES SOLS DES ALPAGES DU BEAUFORTIN (ALPES FRANÇAISES) CARTOGRAPHIE ET PARTICULARITÉS*

Denis BAIZE & Jacques ROQUE

I.N.R.A. - Orléans - Science des Sols. F-45160 Ardon, France.
(denis.baize@orleans.inra.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

THE SOILS OF HIGH PASTURES IN BEAUFORTIN (FRENCH ALPS). MAPPING AND PECULIARITIES.
A soil survey was carried out on the agricultural territory on the canton of Beaufort. The purpose was to understand the relationships between rocks/soils/geomorphology/vegetation/milk production. In addition to the usual pedological data collected on more than 700 sites, numerous additional information about vegetation, landforms, rock outcrops, etc. were noted. Since the mowed grasslands stand in tiers between 700 and 1500 m in elevation, especially over hard or loose crystalline rocks, the high pastures can be observed from 1500 m to more than 2200 m, most often over schists. The Beaufortin area is famous because of its cheese (origin labelled ´ Beaufort ª) the high quality of which originate in the richness of its mountain pastures. This richness is linked with particular soils developed in calcareous jurassic shales widespread on large areas. In a very wet climate, these rocks were affected by a deep and strong weathering hence the formation of thick silty soils, acid or highly acid, influenced by waterlogging. On certain slopes, landslides occurred, totally disturbing and reworking the soil mantles. Due to their high content in calcium, these sites show the more diverse grass vegetation and the best fodder species. This is the reason why the surface soil pH was retained as a characteristic easy to determine and highly significant towards fodder quality.

KEY WORDS: Soil - Calcshale - High pasture - Beaufortin - Alps.

RÉSUMÉ
(article original)

Une cartographie des sols a été réalisée sur le territoire agricole du canton de Beaufort afin de mieux comprendre les relations roches / sols / relief / végétation / production laitière. Outre les données pédologiques, ont également été recueillies en plus de 700 points des informations relatives à la végétation, aux formes du terrain, aux roches affleurantes... Alors que les prairies de fauche s'étagent entre 700 et 1500 m d'altitude, surtout sur des roches cristallines en place ou remaniées, les alpages s'échelonnent de 1500 m à plus de 2200 m, le plus souvent sur schistes. Le Beaufortin est particulièrement renommé pour son fromage (AOC de Beaufort), dont la qualité a pour origine la richesse de ses pâturages, elle-même due à l'existence, sur de grandes superficies, de calcschistes jurassiques. Sous un climat très humide, ces roches ont subi une altération intense et profonde d'où l'existence de sols limoneux, épais, acides ou très acides, marqués par des engorgements temporaires. Sur certains versants, des glissements en masse ont eu lieu, bouleversant complètement les couvertures pédologiques. Grâce à leur richesse en calcium, ces sites présentent la végétation herbeuse la plus variée et les meilleures espèces pastorales. C'est pourquoi le pH de surface des sols d'alpage a été retenu comme un caractère facile à mesurer et significatif quant à leur qualité fourragère.

MOTS CLÉS : Sol - Calcschiste - Alpage - Beaufortin - Alpes.

* Manuscrit reçu le 21 octobre 1996; version révisée acceptée pour publication le 18 septembre 1997.

Source : MNHN

INTRODUCTION - OBJECTIFS - RECUEIL DES DONNÉES

Le Beaufortin est très réputé pour son fromage d'appellation contrôlée "Beaufort" dont le lait est produit par des vaches de races "Abondance" et "Tarentaise". Ces bovins montent en été dans les alpages pour brouter la végétation herbacée et consomment en hiver le foin des prairies de fauche. La montée progressive des troupeaux et des alpagistes qui les accompagnent est un processus traditionnel fort complexe réglé par la fonte des neiges et par la floraison graduelle de la végétation.

Il y a quelques années, une cartographie des sols a été réalisée sur le territoire à vocation agricole du canton de Beaufort afin de mieux comprendre les relations roches / formes du relief / sols / végétation herbacée, cette dernière présentant une grande importance pour la production laitière. La cartographie a donc été effectuée sur les sols de ces pâtures d'altitude en négligeant volontairement les forêts installées généralement sur des versants très pentus et les zones rocheuses que l'on observe aussi bien en basses altitudes (moins de 1500 m) qu'en hautes altitudes (plus de 2400 m).

Le but de l'étude était en effet à la fois de comprendre le rôle relatif des différents facteurs influant sur la qualité des pâturages et d'en réaliser une cartographie sur l'ensemble des surfaces agricoles.

Étant donné le relief très accusé de cette région et la rareté des chemins carrossables, une grande partie de la prospection a dû être faite à pied. Cette dernière a consisté en 740 sondages effectués à la tarière, complétés par des mesures systématiques de pH réalisées sur le terrain grâce à un réactif coloré (pHmètre Hellige). Outre les informations pédologiques collectées ponctuellement (description des horizons : texture, couleurs, taches, épaisseurs), les prospecteurs ont recueilli de nombreuses informations complémentaires (indications sur la végétation, formes du terrain à l'échelle hectométrique, affleurements des roches, présence de zones humides ou tourbières…).

Faute de moyens (manque de temps et absence de crédits), aucune analyse n'a pu être réalisée dans le cadre de cette cartographie. C'est pourquoi une grande part des connaissances relatives aux facteurs du milieu et aux processus pédogénétiques provient de travaux plus détaillés réalisés sur plusieurs secteurs du Beaufortin, publiés (DAMBRINE, 1981 ; REYDET, 1983 ; VAN OORT, 1984) ou non publiés. Nous avons également bénéficié de nombreuses informations communiquées oralement par J.-M. DORIOZ.

RÉSULTATS

LE MILIEU : ALTITUDE - CLIMAT - ROCHES

En Beaufortin, les prairies de fauche s'étagent entre 700 et 1500 m d'altitude, aux étages de végétation collinéen et montagnard, surtout sur des terrains cristallins (granites, micaschistes, éboulis, moraines, alluvions). Les alpages, eux, s'échelonnent de 1500 m à plus de 2200 m d'altitude donc aux étages de végétation subalpin et alpin, le plus souvent sur schistes calcaires. Les altitudes sont, pour 63 % de la superficie totale, supérieures à 1500 m, offrant donc une forte proportion d'alpages.

Le climat général est froid et très humide. À Arèches (1050 m), la T° moyenne annuelle est de 7 °C et les précipitations moyennes de 1400 mm avec une répartition régulière de ces précipitations tout au long de l'année. Cependant, la fonte des neiges au printemps libère une quantité importante d'eau sur une assez courte période, occasionnant un intense engorgement des sols situés en situations relativement planes.

La géologie régionale est complexe. Diverses roches cristallines affleurent : des granites, des micaschistes, des schistes, sans oublier des moraines issues de ces roches. Localement affleurent également des calcaires durs (Roc du Biolley et Rocher du vent) ou du Trias gypseux.

Mais l'essentiel des alpages est lié aux sols développés à partir des calcschistes du Jurassique inférieur et moyen (calcshales). Deux grands ensembles peuvent être distingués : un au nord, situé entre l'Aiguille Croche, l'Aiguille de Roselette, Hauteluce et le col des Saisies, l'autre, au sud, constitué essentiellement par les deux grands versants situés entre Arèches, le lac de St Guérin et le lac-réservoir de Roselend (cf. carte).

Dans cet article, nous nous limiterons à l'étude de ces secteurs où les sols sont limoneux ou limono-argileux, épais ou très épais, en général acides ou très acides, plus ou moins marqués par des excès d'eau temporaires.

LES SOLS ISSUS DES CALCSCHISTES

Les roches-mères sont des schistes formés aux dépens de roches sédimentaires argileuses faiblement et irrégulièrement carbonatées, de couleur gris foncé. Nous les appellerons ci-dessous "calcschistes". Très nettement feuilletées, ces formations ont été en outre fortement tectonisées et plissées.

En paysage stable

Positions de plateau, certaines pentes ; l'évolution de la couverture pédologique est caractérisée par quatre grands traits :

• Une décarbonatation profonde du sol mais aussi de la roche, sur plusieurs mètres d'épaisseur (en relation avec le climat pluvieux).

• Une altération intense des schistes et la production progressive de particules très fines, surtout de la taille des limons fins par un phénomène de microdivision. Si cette altération

Source : MNHN

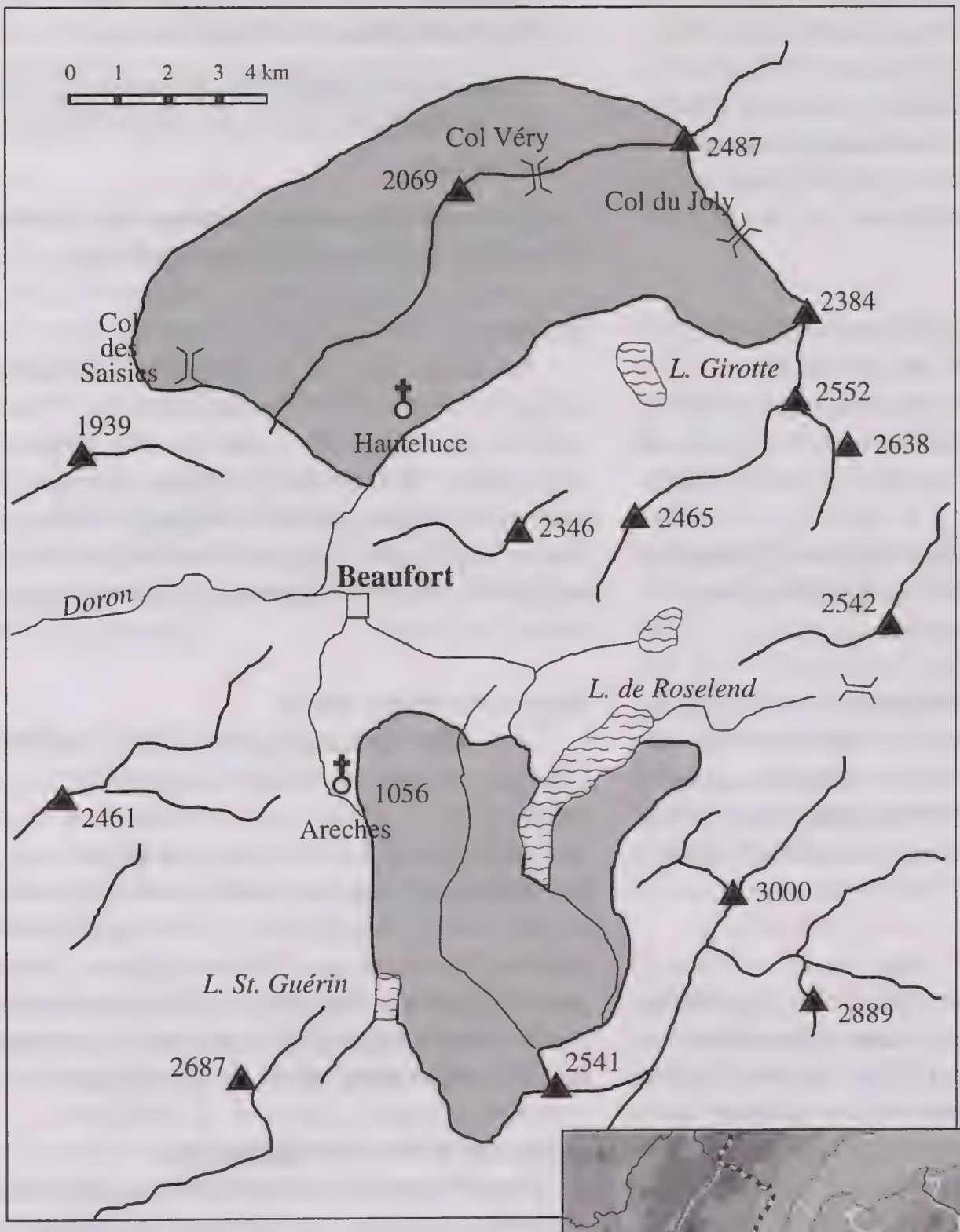


FIG. 1.– Localisation du Beaufortin et des deux principaux secteurs d'alpage.

The site of Beaufortin and both main areas with ligh pastures.

Source : MNHN

fournit très peu de sables, elle peut libérer des particules inférieures à 2 µm rigides (micromicas) ou non phylliteuses (quartz), d'autant plus abondantes que l'on se trouve proche de la surface du solum. Les sols (au sens large, altérite incluse) qui en résultent sont profonds, excédant souvent un mètre d'épaisseur, même sur des pentes fortes. Ces couvertures pédologiques limoneuses présentent à la fois une grande capacité de stockage pour l'eau et une bonne conductivité hydraulique latérale (circulations hypodermiques).

En revanche, ce type de matériau, capable de se gorger d'eau au moment de la fonte des neiges, est sensible aux phénomènes de solifluxion.

• Une décalcification puis une désaturation prononcée amenant le plus souvent à des pH très bas inférieurs à 5 et parfois même à 4,5. Les taux de saturation du complexe d'échange sont alors souvent inférieurs à 20 %, les cations alcalins et alcalino-terreux étant remplacés par Al^{3+} et H^+.

• Des engorgements et les traits d'hydromorphie qui en résultent. Ceux-ci varient largement, en fonction de la position topographique de détail.

C'est pourquoi la plupart de ces sols seraient désignés, selon le Référentiel Pédologique 1995, comme des **Alocrisols Typiques** (anciennement " sols bruns acides "), **rédoxiques** (existence d'engorgements temporaires), **limoneux** (dominance des fractions granulométriques 2-50 µm), **pachiques** (particulièrement épais).

Évolution sur versants "glissés"

Sur certains versants où le plan général de schistosité se rapproche de la pente du terrain, de vastes glissements en masse ou des loupes de solifluxion plus limitées ont eu lieu, bouleversant complètement les couvertures pédologiques acides et la succession des horizons. En particulier, du carbonate de calcium est ramené à la surface des sols. Grâce à leur richesse en calcium, ces sites présentent la végétation herbeuse la plus variée et les meilleures espèces pastorales (il en va de même sur certains cônes de déjection contenant des fragments calcaires).

Dans ces secteurs glissés et au relief bosselé, les régimes hydriques sont très contrastés d'un point à un autre, à l'échelle décamétrique (Legros *et al.*, 1980 ; Dorioz *et al.*, 1983 ; Van Oort, 1984). Ces grandes différences de degré d'engorgement et de fonctionnement hydrique se marquent par des différences de végétation et, dans le paysage estival, par des nuances variées de vert.

ÉLÉMENTS DU MILIEU ET MISE EN VALEUR AGRICOLE

Dans ce contexte de production laitière de qualité en haute montagne, les facteurs du milieu ont été analysés et classés selon l'importance de leur rôle dans la production de fourrages de composition floristique variée et de bonne valeur nutritive (Dorioz, communication orale).

Facteurs de première importance.– Altitude, régime hydrique du sol, pH du sol.

Facteurs d'importance secondaire.– Exposition du versant, pente, accessibilité aux véhicules et aux troupeaux.

Facteurs d'importance mineure.– Profondeur du sol, texture du sol, éléments grossiers.

Altitude

Au-dessus de 2000 m, la pousse de l'herbe est tardive, la neige survient tôt à la fin de l'automne, l'accessibilité est difficile, les troupeaux ne peuvent effectuer qu'un seul passage. Entre 1 500 et 2 000 m (étage subalpin), les alpages voient passer deux fois les animaux. 1 700 m constituent la limite supérieure des prairies de fauche. Entre 1 000 et 1 500 m (étage montagnard) les prairies peuvent être fauchées 2 ou 3 fois.

Régime hydrique du sol

Les zones très engorgées et les tourbières (replats ou dépressions) présentent des potentialités fourragères très inférieures aux zones mieux drainées. À l'autre extrême (pentes fortes en exposition sud), un pédoclimat relativement sec peut limiter la production herbacée. On notera que la plupart des sols développés sur calcschistes, profonds et de granulométrie limoneuse ou limono-argileuse, présentent un très grand réservoir en eau. Sous un climat général fort arrosé, les sols sont donc capables d'assurer une bonne alimentation en eau de la végétation, même au plus fort de l'été.

pH du sol à 10 cm de profondeur

Cette donnée chiffrée quantifie la qualité chimique du sol et révèle ainsi les potentialités agro-pastorales. En dessous de pH 4,5, il y a une véritable difficulté pour l'exploitation. Les pH compris entre 4,5 et 5,5 correspondent souvent à une nardaie, donc à une végétation herbacée de faible valeur alimentaire. C'est au-delà de pH 5,5 que l'on trouve les alpages les plus fertiles. Dans ce dernier cas, l'exploitation elle-même contribue à maintenir le caractère favorable du milieu grâce à la recharge organique laissée par les troupeaux.

Exposition du versant

Ce facteur prend son maximum d'importance en dessous de 1 500 m car les vallées du Beaufortin sont relativement étroites et encaissées (opposition adret / ubac).

Pente et accessibilité

La pente excessive, l'éloignement, le manque de chemin carrossable, la présence de blocs (moraines), le terrain

Source : MNHN

trop bosselé sont autant d'obstacles au travail des hommes qu'au bien-être des troupeaux.

Épaisseur du sol

L'épaisseur du sol ne joue un rôle direct sur la qualité de la végétation pastorale que lorsqu'elle est inférieure à 20 cm. Un tel cas défavorable n'existe pratiquement jamais sur calcschistes et n'est observé que sur roches cristallines dures.

Texture du sol

Les textures limoneuses et limono-argileuses, typiques du domaine d'affleurement des calcschistes, sont nettement plus favorables que les granulométries sableuses qui caractérisent certains matériaux moraniques et les sols de granite.

Éléments grossiers

Les blocs en surface jouent seulement un rôle d'obstacle (physique) à la mécanisation tandis que la présence de cailloux calcaires dans le sol constitue une source (chimique) de calcium non négligeable, tout-à-fait bénéfique pour la végétation herbacée.

EXPRESSION CARTOGRAPHIQUE DES TRAVAUX

Finalement, nous avons réalisé trois documents cartographiques à l'échelle du 1/25 000 mais pas de carte pédologique proprement dite.

Carte n° 1 : **"roches-mères".** Nous avons opté pour ce mode d'expression car il permet d'intégrer des données lithologiques (caractère acide, neutre ou calcaire, schistosité initiale, dureté et altérabilité de la roche) ; granulométriques (chaque roche induit un type textural selon son grain, son mode de dépôt et son type d'altération) ; géomorphologiques (certaines formations superficielles correspondent à des positions précises dans le paysage) et pédologiques (épaisseur du sol, comportement hydrique de la roche sous-jacente). Une quarantaine de roches-mères distinctes a ainsi été répertoriée. Un regroupement en trois grandes catégories a été réalisé selon le caractère potentiellement acide, neutre ou calcaire des roches-mères. Les zones de calcschistes "glissés" ont été cartographiées séparément.

Carte n° 2 : **pH des horizons de surface**. En ce qui concerne les sols d'alpage, ce critère a été retenu comme un caractère facile à mesurer systématiquement et hautement significatif quant à leur qualité fourragère. Cinq classes ont été distinguées et spatialisées : pH < 4,5 - pH compris entre 4,5 et 5,5 - pH d'environ 5,5 - pH supérieur à 5,5 - et sols calcaires. L'importance des surfaces de sols acides et très acides doit être soulignée.

Carte n° 3 : **grandes zones de végétation**. Ont été différenciés :

- les alpages exploités, non colonisés par les ligneux ;
- les alpages colonisés par l'aulne vert ;
- les zones colonisées par les rhododendrons ;
- les tourbières (nombreuses, de toutes dimensions, parfois très vastes) ;
- les pelouses herbeuses pierreuses et pentues utilisées comme parcours à moutons (non situées sur calcschistes)
- les forêts et zones boisées.

CONCLUSIONS

Dans un tel paysage de haute montagne, la cartographie des sols rencontre des difficultés spécifiques liées aux problèmes d'accès ainsi qu'à l'hétérogénéité du milieu, à l'échelle décamétrique, en ce qui concerne le régime hydrique, l'épaisseur des sols, la présence de cailloux...

Pour le rendu cartographique final, nous n'avons pas cherché à élaborer une carte pédogénétique mais avons préféré utiliser deux indicateurs synthétiques globaux, plus fiables et facilement spatialisables : les roches-mères et les pH. En effet, dans ce contexte de hauts alpages, le pH est non seulement la résultante significative des éléments du milieu naturel (interaction roche-climat-sol) mais il résulte aussi du mode d'exploitation humaine, par la circulation des troupeaux.

La pédogenèse sur calcschistes est acide mais elle est également très profonde. Malgré leur situation en hautes altitudes, les sols issus de l'altération des calcschistes atteignent très souvent un mètre d'épaisseur, même sur des pentes fortes. Au vu des particularités granulométriques et minéralogiques du matériau d'altération, ils doivent être plutôt à rattacher aux Alocrisols Typiques plus ou moins rédoxiques (anciennement "sols bruns acides").

En ce qui concerne la végétation, il semble que les alpages se maintiennent en bon équilibre lorsqu'ils sont broutés régulièrement par les troupeaux et qu'ils recoivent leurs restitutions organiques ; en revanche, ils se dégradent dès qu'ils sont abandonnés (Dorioz, comm. orale). Soit la prédominance du nard strict détermine des alpages de pauvre valeur, soit l'envahissement par les ligneux, notamment par les aulnes verts, les rhododendrons, les genévriers, les myrtilles entrave la pâture. C'est l'aulne qui engage cet envahissement en partant de petites incisions linéaires plus humides.

La dégradation de la végétation, notamment l'envahissement par les rhododendrons, combinée à des situations topographiques favorisant les pertes de matières (pentes fortes), peut affecter les sols issus de calcschistes où une podzolisation est susceptible de s'amorcer (plusieurs cas ont été observés par Van Oort).

Source : MNHN

Néanmoins, la renommée du Beaufortin, liée à la richesse de ses pâturages, a bien pour origine l'existence, sur de grandes superficies, des sols limoneux profonds issus de l'altération des calcschistes. Renommée et pâturages à ne pas abandonner.

REMERCIEMENTS

Collaboration technique pour les prospections : D. CHESNEAU, H. GAILLARD & G. YART.

BIBLIOGRAPHIE

DAMBRINE, E., 1981.– Répartition des phénomènes pédologiques sur le plateau des Saisies (Beaufortin, Savoie). Approche morphologique. DEA. Paris : 121 p.

DORIOZ, J.M., Van OORT, F. & DAMBRINE E., 1983.– Principaux facteurs de répartition des sols sur calcshales dans les alpages du Beaufortin. 108e cong. *Soc. Sav. Grenoble, sciences*, 1 : 115-126.

LEGROS, J.-P., ROBERT M. & Van OORT, F., 1980.– Caractères principaux de la pédogenèse sur calcschistes en montagne. *Science du Sol*, 4 : 297-312.

Van OORT, F., 1984.– *Géométrie de l'espace poral, comportement hydrique et pédogenèse. Application à des sols sous prairie et alpage, issus de l'altération des calcschistes en Beaufortin.* Thèse, Paris-Grignon : 281 p.

REYDET, V., 1983.– *Étude écologique du fonctionnement de deux secteurs d'alpage du Beaufortin.* DEA Écologie appliquée. Grenoble : 42 p.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 49-52

PRINCIPES DE LA CARTOGRAPHIE DES PÉDOPAYSAGES DANS LES ALPES*

Michel BORNAND & Jean-Paul LEGROS

INRA - Science du Sol, F-34060 Montpellier Cedex 01.
(bornand@ensam.inra.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

PRICIPLES OF SOILLANDSCAPE UNITS MAPPING IN THE ALPS.
We propose to conduct soil surveys at small scale using the soil-landscape unit concept. The target is to achieve a better characterisation and organisation of the pedological data. A validation trial is described and some examples concerning soil mapping in mountainous areas are presented.

KEY WORDS: Cartography - Soils - Alps - Landscape - Soillandscape.

RÉSUMÉ
(travail original)

On propose de réaliser la cartographie des sols à petite échelle en s'appuyant sur le concept de pédopaysage et en utilisant ce concept pour structurer les informations pédologiques. On présente un essai de validation et des exemples intéressant la montagne.

MOTS CLÉS : Cartographie - Sols - Alpes - Paysage -Pédopaysage.

INTRODUCTION

Dans les Alpes comme dans de nombreuses zones de montagnes, la couverture pédologique présente quelques particularités par rapport aux autres portions du territoire : caractère souvent superficiel et discontinu des sols, troncature et décapage sur les fortes pentes, accumulations fréquentes en bas de versants, grande hétérogénéité et extrême variabilité de distribution spatiale. Malgré leur caractère souvent marginal pour l'agriculture, ces espaces présentent une valeur importante pour la sylviculture et le tourisme, mais aussi pour le patrimoine environnemental (réserves naturelles notamment). Il importe donc de pouvoir comprendre l'organisation des sols dans ces zones et de savoir rendre compte de leur répartition.

De multiples expériences cartographiques ont été réalisées dans les massifs français ces vingt dernières années (CABIDOCHE, 1979 ; BORNAND *et al.*, 1977 ; LEGROS *et al.*, 1986 ; VERGES, 1981 ; BARTHES, 1991 ; BORNAND & LEGROS, 1985). Elles montrent qu'une approche cartographique des sols est possible dans ces milieux difficiles. Les concepts et principes essentiels de l'approche proposée sont présentés et illustrés sur deux exemples concrets. Une validation des découpages est tentée. Enfin, on souligne quelques limites et perspectives possibles.

DÉCOUPAGE EN UNITÉS PÉDOPAYSAGÈRES

En milieu montagnard, les variations des sols sont si rapides qu'elles rendent difficiles la délimitation et la représentation de ceux-ci. En revanche, la prise en compte de la *structure spatiale des sols* peut se faire *indirectement* par l'intermédiaire du zonage de facteurs environnementaux déterminant cette structure. Cela revient, au niveau régional, à appréhender l'organisation des sols en délimitant les paysages principaux et en caractérisant ensuite leur couverture pédologique. C'est sur ce principe de base qu'est fondé le *concept d'Unité PédoPaysagère* (U.P.P.), qui est construit en intégrant à la fois et au moins pour partie les approches pédologiques, écologiques et géomorpholo-

* Manuscrit reçu le 19 juillet 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 26 septembre 1997.

Source : MNHN

giques. l'U.P.P. (BORNAND *et al.,* 1995 ; LEGROS 1996) est une portion du territoire ou partie de la couverture pédologique, au sein de laquelle la distribution géographique des sols est déterminée par la combinaison de trois facteurs principaux du milieu physique qui commandent la pédogénèse : nature de la roche, type de modelé du relief, occupation végétale naturelle et/ou système agronomique. L'ordonnancement particulier des sols dans les paysages peut ainsi être reconstitué, soit directement sur le terrain, soit à l'aide de traitements appropriés de l'image (photographies aériennes, télédétection satellitaire...). À l'intérieur de chaque U.P.P. apparaît un nombre fini d'*Unités de Sols* ou *Unités Typologiques de Sols* (U.S. ou U.T.S.). Celles-ci sont organisées spatialement d'une manière caractéristique pouvant être décryptée. Les sols doivent être recensés, définis et caractérisés sur le terrain (nature, pourcentage, description, analyses) ; mais chacun d'eux n'est pas délimité géographiquement au sein de l'U.P.P. Seule celle-ci est représentée par ses limites sur la carte (FIG. 1).

Si l'on se place à un niveau plus général, les expériences cartographiques déjà réalisées montrent que, souvent, plusieurs U.P.P. s'agrègent entre elles pour constituer un espace territorial plus vaste. On donne à cette nouvelle entité le nom de *Petite Région Naturelle pédologique* (P.R.N). Les U.P.P. qui s'y regroupent présentent toujours des caractéristiques communes, des relations de voisinage (ex. : U.P.P. n° 2, toujours située entre les U.P.P. n° 1 et n° 3) et des fonctionnements parfois liés (par exemple, le transfert de l'eau d'une U.P.P. à l'autre).

De l'horizon à la P.R.N., on propose donc d'organiser notre information et notre connaissance des sols d'une manière hiérarchique. Le TABLEAU I schématise cette structuration. L'horizon est une l'entité la plus homogène. La P.R.N. est l'entité présentant la variabilité interne la plus forte. Ce dispositif simple permet de rendre compte de l'organisation des sols au sein des paysages de montagne en dépit de la complexité du milieu.

EXEMPLES DE PÉDOPAYSAGES MONTAGNARDS

Les concepts présentés ont déjà été mis en œuvre dans de nombreuses situations (BARTHES & BORNAND 1986, LEGROS 1986). Ainsi, dans les alpages sur calcaires du Chablais (Alpes du Nord), quelques types de paysages principaux peuvent être facilement identifiés, en particulier : entablements en dalles sur calcaire dur, éboulis de calcaire dur et/ou de calcaire marneux, enfin flysch soliflué. La FIG. 1 schématise les deux U.P.P qui ont été distinguées sur ce dernier type de roche : croupes érodées en pentes fortes aux sols lithiques sur les faciès gréso-quartzeux plus durs, versants à dominante schisto-argileuse où les recouvrements de matériaux soliflués sont d'épaisseur importante en exposition Nord. Sur ces pentes s'observent des champs de loupes de solifluxion avec alternance de creux et de bosses. Les sols tourbeux dominent dans les creux ; les sols podzolisés occupent les bosses. Le découpage proposé ne semble pas pouvoir être discuté, tant il s'impose par sa clarté. Mais, ce n'est pas toujours aussi simple. Par exemple, si l'on essaie de procéder à une partition pédopaysagère sur les versants ouest du Massif de Platé (N-W de Chamonix), tous les observateurs restent d'accord pour les découpages majeurs (FIG. 2) : vallées,

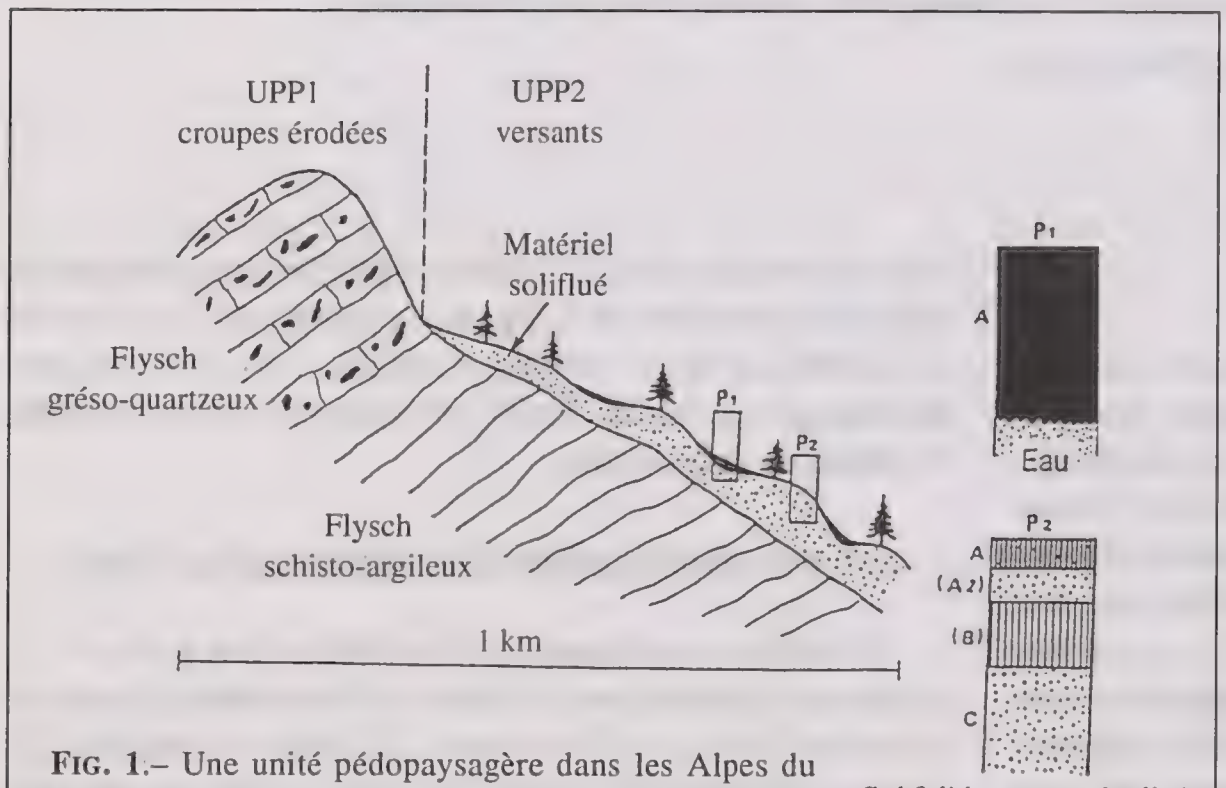


FIG. 1.– Une unité pédopaysagère dans les Alpes du Chablais (les flyschs soliflués des Gets). *A soillandscape unit in the "Chablais" region (French Alps), on flysch materials, transported by solifluxion's processes.*

TABLEAU I.– Les modèles de partition de l'espace et leurs relations hiérarchiques

Modelling of the spatial units, with their hierarchical relationships.

Partition de l'espace	Définition/relations	Échelle de représentation
Petite Région Naturelle (P.R.N.)	= Σ U.P.P.	1/1.000.000
Unité pédopaysagère (U.P.P.)	= Σ U.T.S.	1/250.000
Unité de Sol (U.T.S. ou U.S.)	= Σ *horizons*	1/100.000
Horizon	*Volume élémentaire*	1/10.000

Source : MNHN

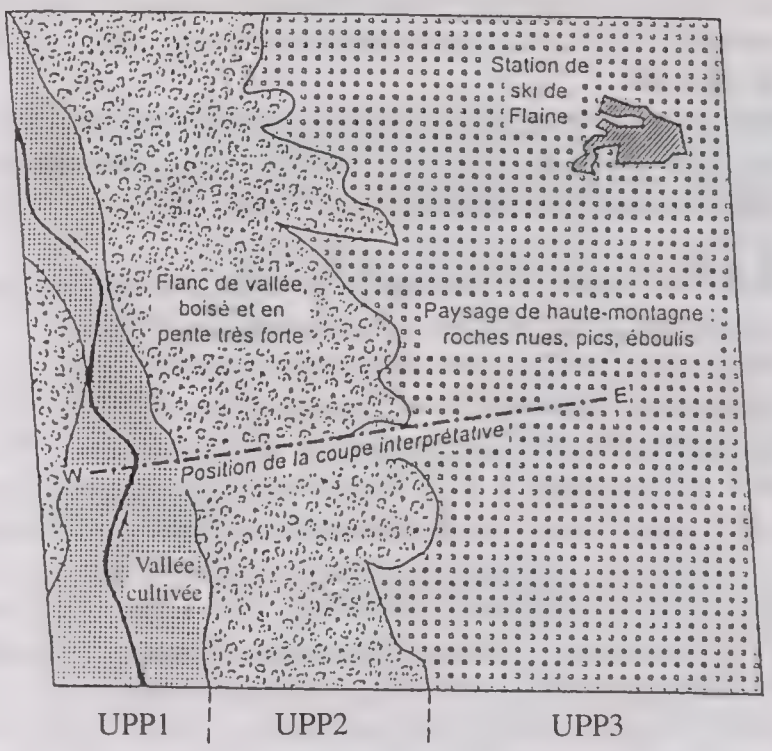


FIG. 2.– Présentation en plan des trois unités pédo-paysagères à l'ouest du massif de Flaine-Platé.

Bird's eye view of three soil and landscape units ("Flaine-Platé" mountains, North french Alps)

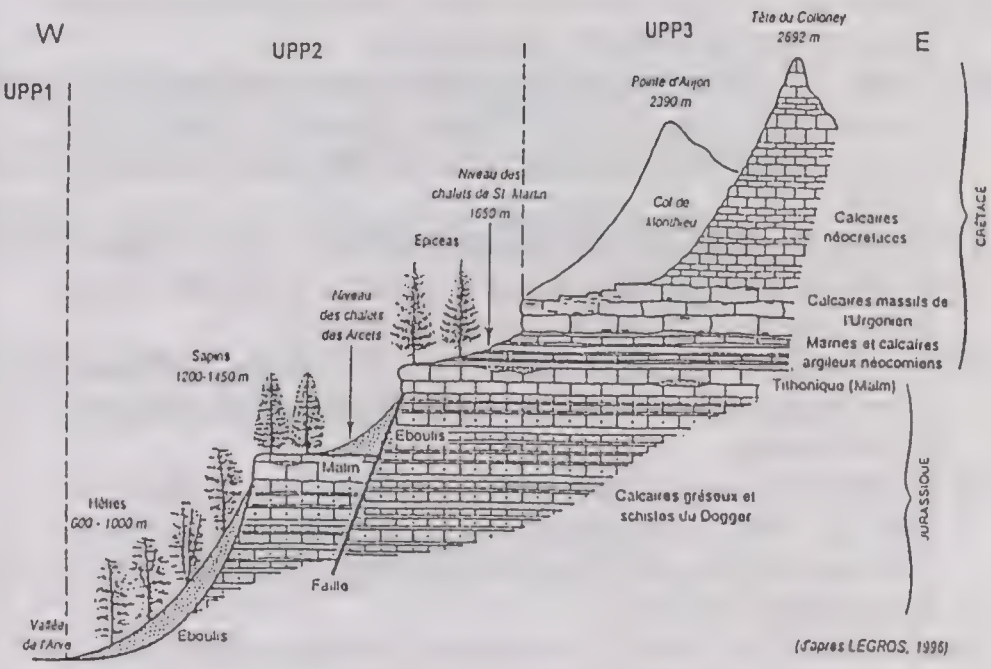


FIG. 3.– Coupe schématique interprétative des unités, dans la même zone.

Corresponding cross section of soillandscapes units in the same region.

longs versants entrecoupés de falaises, puis replats et sommets d'altitude (station de Flaine). La coupe correspondante (FIG. 3) montre bien que le diagnostic se complique si l'on essaie de détailler les situations rencontrées sur les versants qui s'étalent sur les dénivellations de plus de 1 300 mètres. Plusieurs choix de partition du territoire sont possibles suivant les composantes que l'on veut privilégier pour caractériser ces types de paysages (relief, végétation, influence anthropique).

CALAGE/VALIDATION DES DÉCOUPAGES PAYSAGERS

Dans le cadre du dernier exemple cité, on a voulu contrôler le caractère plus ou moins reproductible des zones d'unités de paysages effectués sur le même secteur par 20 groupes d'observateurs travaillant séparément mais utilisant la même photographie aérienne. Les résultats montrent (Legros *et al.*, 1996) que les limites paysagères sont bien retrouvées par tous les observateurs dès lors qu'elles représentent la variation concomitante de plusieurs caractères de l'environnement, par exemple : limite intéressant à la fois le passage bois/prairie et plat/pente. En revanche, les découpages basés sur des discontinuités secondaires (variation d'un seul facteur de l'environnement) sont toujours plus discordants. Par ailleurs, le travail met en évidence qu'il ne s'agit pas seulement de tracer des limites, mais surtout de s'assurer que les plages cartographiques construites possèdent, sur toute leur surface, les caractères faisant leur originalité ("homogénéité" ou plutôt "homogénéité contrôlée" du contenu des unités). Le pré-zonage obtenu par photo-interprétation (LEGROS *et al.*, 1997) doit s'accompagner d'une enquête de terrain pour en affiner la qualité et étudier en détail le contenu des plages individualisées.

PERSPECTIVES POSSIBLES

Le plus souvent, la délimitation des unités cartographiques de sols ou de pédopaysages est réalisée par des cartographes. Cependant, avec le développement des Systèmes d'Information Géographique, il est possible de mettre au point des procédures plus ou moins automatiques (GIRARD *et al.*, 1992 ; ROBBEZ-MASSON, 1994). A ce stade des recherches, il s'agit moins de remplacer l'homme par un ordinateur que de réfléchir à l'amélioration des méthodes de zonage au moyen de modélisations et de simulations. En particulier il est possible d'injecter, dans le processus de zonage, les connaissances antérieures du cartographe acquises sur un "secteur de référence" et concernant les lois de distribution des sols dans l'espace (LAGACHERIE, 1993 ; LAGACHERIE *et al*, 1995). Au total, les méthodes de zonage peuvent être améliorées, mieux contrôlées et partiellement automatisées. Les milieux de montagne, par les paysages contrastés qu'ils présentent, constituent souvent d'excellents secteurs tests (LEGROS, 1997).

Source : MNHN

BIBLIOGRAPHIE

BARTHES, J.-P., 1991.– *Feuille de Die.* Carte pédologique de la France 1/100000. SESCPF-INRA Orléans.

BARTHES, J.-P., & BORNAND M., 1986.– Cartographie des sols en moyenne montagne calcaire sèche. *Agrométéorologie des régions de moyenne montagne*. Édition INRA, colloques n° 39, 95-106.

BORNAND, M. LEGROS, J.-P. & MOINEREAU J., 1977.– *Feuille de Privas*. Carte pédologique de la France à 1/100000e, notice explicative. SESCPF-INRA. Orléans : 257 pp.

BORNAND, M., & LEGROS, J.-P., 1985.– *Feuille de St. Etienne.* Carte pédologique de la France à 1/100000. Publié SESCPF-INRA Orléans.

BORNAND, M., LAGACHERIE, Ph. & ROBBEZ-MASSON, J.-M., 1995.– Cartographie des pédopaysages et gestion de l'espace. *In La cartographie pour la gestion des espaces naturels*. Coll. International, St. Etienne, p.

CABIDOCHE, Y.M., 1979.– *Contribution à l'étude des sols de haute montagne. Analyse des relations Sol-milieu dans les Pyrénées Orientales cristallines et calcaires*. Thèse 3e Cycle, USTL Languedoc, 152 p.

GIRARD, M.C., YONGCHALERMCHAI, C. & GIRARD, C.M., 1992.– Analyse de l'espace par la prise en compte du voisinage. *In Gestion de l'espace rural et SIG*, Sémin. INRA, 349-359.

LAGACHERIE, Ph., 1993.– *Formalisation des lois de distribution des sols pour automatiser la cartographie pédologique à partir d'un secteur pris comme référence. Cas de la petite région naturelle "Moyenne Vallée de l'Hérault"*. Thèse Université Montpellier II, 175 p.

LAGACHERIE, Ph., LEGROS, J.-P. & BURROUGH, P.A., 1995.– A Soil survey procedure using the knowledge of Soil pattern established on a previously mapped reference area. *Geoderma*, 65, 283-301.

LEGROS, J.-P., 1986.– Cartographie des paysages pédologiques dans les Alpes Humides. Cas du Chablais. *Agrométéorologie des régions de moyenne montagne*. Ed. INRA, colloques n° 39, 119-127.

LEGROS, J.-P., 1996.– *Cartographie des Sols. De l'analyse spatiale à la gestion des territoires*. P.P.U. Romandes, 320 p.

LEGROS, J.-P., 1997.– Voir le sol au travers du paysage. *In : Evolution et représentation du paysage de 1750 à nos jours.* Festival de Montbrison. Ed. Ville de Montbrison : 417-431.

LEGROS, J.-P. & PARTY, J.-P., 1987.– Répartition des milieux calcaires, calciques et acidifiés en haute montagne calcaire humide. *Documents de cartographie écologie Grenoble*, XXX, 137-157.

LEGROS, J.-P., KOLBL, O. & FALIPOU, P., 1996.– Délimitation d'unités de paysage sur des photographies aériennes. Eléments de réflexion pour définir une méthode de tracé. *E.G.S.*, 3, 2, 81-92.

LEGROS, J.-P., EMERY, C. & FALIPOU, P., 1997.– Exploitation simultanée de plusieurs missions photographiques en cartographie des sols. Analyse, modélisation et application. *Étude et Gestion des sols*, 4 (4) : 265-277.

ROBBEZ-MASSON, J.-M., 1994. *Reconnaissance et délimitation de motifs d'organisation spatiale. Application à la cartographie des pédopaysages*. Thèse ENSA Montpellier, 157 p.

VERGES, V., 1981.– *Contribution à l'analyse et à la représentation cartographique des formations pédologiques en moyenne montagne calcaire (Mont Ventoux, France)*. Thèse 3e Cycle. Paris Université 7, 226 p.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 53-58

INFLUENCE DES FACTEURS ÉDAPHO-CLIMATIQUES SUR LA DISTRIBUTION DES PELOUSES ALPINES DANS LE MASSIF DU GALIBIER (ALPES FRANÇAISES) *

Zahia BOUNEMOURA, Karine LAMBERT, Gérard CADEL,
Philippe CHOLER[1], Olivier MANNEVILLE & Richard MICHALET

Laboratoire Écosystèmes Alpins, Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier
B.P. 53X, 38041 Grenoble Cedex 08.
[1](pcholer@ujf-grenoble.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

THE PATTERN OF ALPINE PLANT-COMMUNITIES IN THE MASSIF OF GALIBIER (FRENCH ALPS) AND ITS RELATION WITH EDAPHO-CLIMATIC FACTORS.
Soil-vegetation relationships are studied on different substrates at the alpine belt of the Dauphiné Alps, by analysing toposequences along a snow cover gradient. Floristic releves are analysed with CA and CBO methods and biological activity in soils is estimated by using physical fractionation of organic matter. The results show that, if the geochemical factors are important to differenciate the types of soils, the environmental physical factors appear to be preponderant to explain biological activity in soils and plant communities distribution. A pedoclimatic hypothesis is also proposed to explain the phytocoenotic divergences which exist between the south-western Alps and the eastern Alps.

KEY WORDS: Soil - Vegetation - Alpine belt - Biological activity.

RÉSUMÉ
(travail original)

Les relations sol-végétation sont étudiées sur différentes roches-mères à l'étage alpin des Alpes dauphinoises, à travers l'analyse de toposéquences intégrant les gradients de déneigement. Les relevés floristiques sont par ailleurs traités en analyse factorielle des correspondances et classification en boules optimisées et l'intensité de l'activité biologique des sols est estimée à l'aide de fractionnements physiques de la matière organique. Les résultats de ce travail montrent que l'intensité de l'activité biologique des sols et la répartition des groupements végétaux sont davantage liées aux facteurs physiques de l'environnement (température, porosité, teneur en eau…) qu'aux facteurs géochimiques (pourtant essentiels pour la typologie des sols). En conclusion, des hypothèses pédoclimatiques sont avancées pour expliquer les divergences phytocoenotiques existant entre les Alpes sud-occidentales et les Alpes de l'est.

MOTS CLÉS : Sol - Végétation - Étage alpin - Activité biologique.

INTRODUCTION

Le cadre phytosociologique de la végétation alpine a essentiellement été défini sur la base d'études effectuées dans les Alpes centrales ou de l'Est (BRAUN-BLANQUET & JENNY, 1926), région caractérisée par un climat continental à forte pluviosité estivale. L'influence de la roche-mère reconnue prépondérante a conduit à une division classique entre un alpin sur substrat carbonaté et un alpin sur substrat non carbonaté (REISIGL & KELLER, 1987). Les monographies réalisées dans les Alpes sud-occidentales ont davantage mis l'accent sur la microtopographie comme facteur de répartition de la végétation et amené à opposer un alpin de mode nival (en situation concave) à un alpin de mode thermique (en situation convexe) (GUINOCHET, 1938 ; AUBERT *et al.*, 1965), à l'image des travaux de BILLING & BLISS (1959). Ces études ont également révélé le faible développement des groupements mésophiles de haute altitude (associations du *Caricetum curvulae* et du *Caricetum firmae*) dans cette région des Alpes, marquée au niveau climatique par une diminution des précipitations en été et par des températures moyennes plus élevées qu'à l'est. Parmi les causes de ces différences de répartition, celles liées à l'histoire de la végétation et à la chorologie des espèces ont été le plus souvent avancées.

* Manuscrit reçu le 25 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 22 octobre 1997.

Source : MNHN

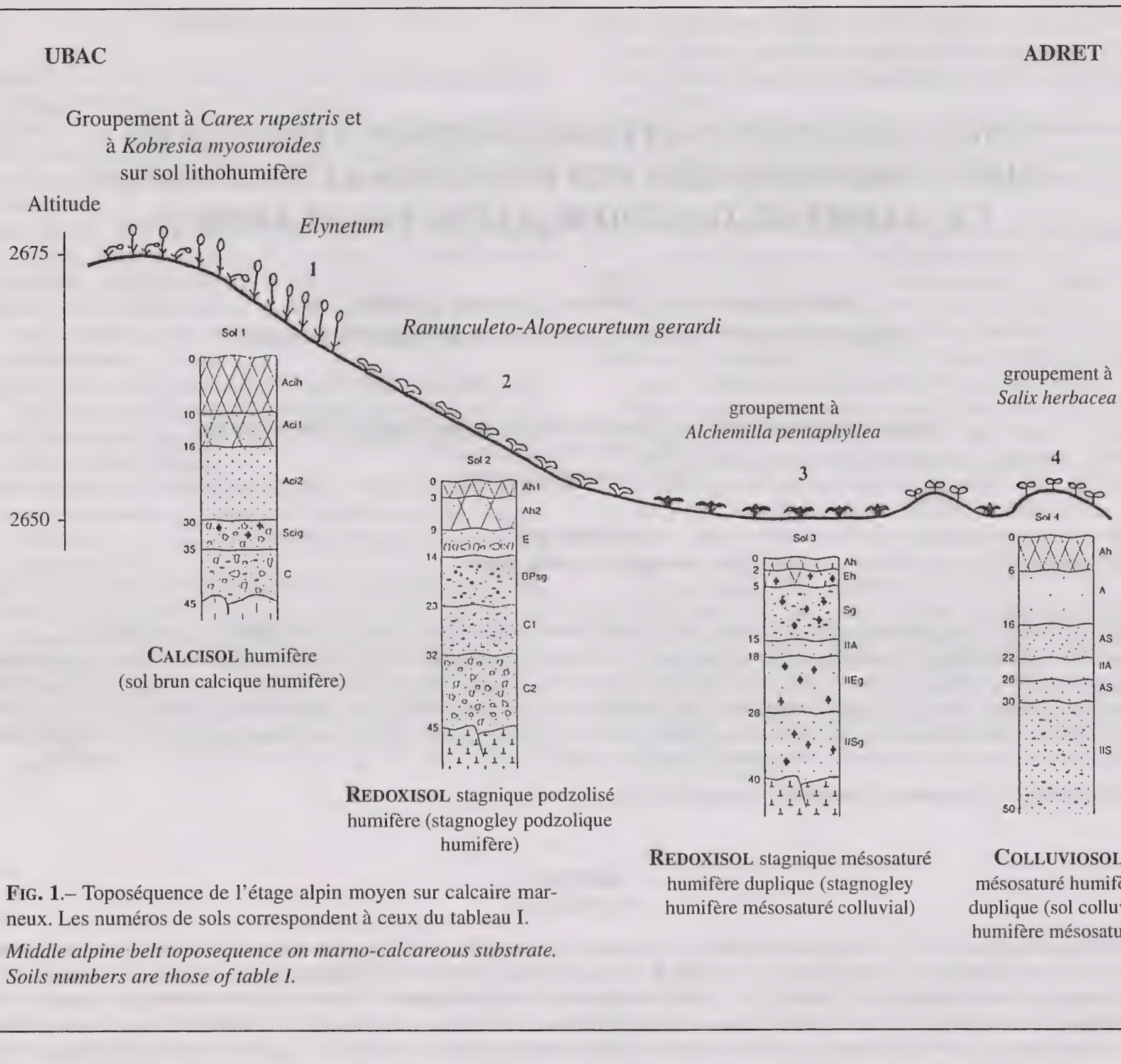


FIG. 1.– Toposéquence de l'étage alpin moyen sur calcaire marneux. Les numéros de sols correspondent à ceux du tableau I.

Middle alpine belt toposequence on marno-calcareous substrate. Soils numbers are those of table I.

Les études pédologiques à l'étage alpin des Alpes sud-occidentales se sont surtout focalisées sur la caractérisation des facteurs chimiques des sols et l'occurence des processus pédogénétiques majeurs (podzolisation et hydromorphie), en relation avec la microtopographie et la roche-mère (BARTOLI & BURTIN, 1979; DUCHAUFOUR & GILOT, 1966). Les relations sol-végétation ont été assez peu abordées (GENSAC, 1990; LACOSTE, 1975; REYNIER, 1988). Notre objectif est de mieux cerner la part des conditions édapho-climatiques dans la biodiversité phytocoenotique de l'étage alpin. Quelle est, dans un contexte bioclimatique donné, la nature des paramètres les plus importants pour la végétation ? Quel lien peut-on établir entre les différences synchorologiques observées à l'échelle de l'arc alpin et ces paramètres édapho-climatiques ? Cet article, première étape d'une recherche à long terme, vise simplement à présenter les premières hypothèses pédoclimatiques concernant l'organisation de la végétation à l'étage alpin des Alpes dauphinoises.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons travaillé dans la région du Lautaret-Galibier, située à 40 km au nord-ouest de Briançon ; la région briançonnaise représente le pôle de sécheresse des Alpes françaises (CADEL, 1980). Les précipitations annuelles moyennes, mesurées au Lautaret à 2057 m, sont d'environ 1300 mm, soit à peine la moitié de celles enregistrées dans les Alpes externes dauphinoises à la même altitude. Leur répartition saisonnière montre un creux estival marqué (lié à la méridionalité) et des précipitations hivernales encore relativement abondantes par rapport aux Alpes de l'est (PACHE *et al.*, 1996).

Les analyses pédologiques ont été réalisées sur une vingtaine de sols prélevés dans différentes situations topographiques, sur trois types de roche-mère (calcaire dur, calcaire marneux et flysch), et à deux niveaux altitudinaux (alpin inférieur vers 2300 m et alpin moyen vers 2700 m).

Source : MNHN

Lorsque cela était possible, les prélèvements au sein de toposéquences ont été privilégiés. Les caractéristiques physiques (texture) et chimiques (pH, S/T, teneurs en ions) des sols ont été quantifiées (LAMBERT, 1996) par les méthodes classiques. En outre, afin d'obtenir une première estimation de l'activité biologique des horizons de surface, une séparation physique de la matière organique en fractions fine (< 50 mm) et grossière a été réalisée suivant la méthode par tamisage à l'eau (BRUCKERT, 1979). La nomenclature utilisée pour les sols est celle du RPE (1992).

L'analyse de la végétation s'appuie sur le traitement statistique de 150 relevés phytosociologiques effectués d'après un échantillonage stratifié prenant en compte l'altitude, la roche-mère, l'exposition et la situation méso et microtopographique (BOUNEMOURA, 1996). L'analyse factorielle des correspondances en abondance-dominance a été conduite avec le logiciel Anaphyto (BRIANE, 1991). Une classification des relevés en 18 groupes, notés de A à R, a été réalisée par la technique des boules optimisées avec le même logiciel.

RÉSULTATS

ETUDES DE TOPOSÉQUENCES

La toposéquence sur calcaire marneux présentée sur la figure 1 permet d'observer le passage rapide des pelouses de mode thermique de haut de versant, dominées par *Kobresia myosuroides* (cf. *Elynetum* 1) et établies sur sol profond, humifère et saturé en bases (TAB. I, sol 1) aux pelouses de mode nival (2, 3 et 4) associées à des sols colluvionnés, enrichis en argiles, moyennement désaturés et présentant des traces d'hydromorphie en profondeur (TAB. I, sols 2, 3 et 4). Dans le fond de la dépression, les sols présentent une structure litée et compacte et la réduction de l'activité biologique se traduit notamment par une concentration de la matière organique en surface. L'absence d'individualisation de pelouses mésophiles est une caractéristique des toposéquences à cette altitude. Sur un matériau identique, mais à une altitude inférieure, la végétation se rapporte essentiellement à des pelouses mésophiles du *Nardion* sur des sols qui, par comparaison avec la toposéquence précédente, sont plus profonds, davantage altérés, moins humifères (températures plus clémentes) et légèrement moins acidifiés (TAB. I, sols 12, 13 et 14). Les sols sont mieux structurés, l'activité biologique est plus intense, surtout en exposition sud (sol 12).

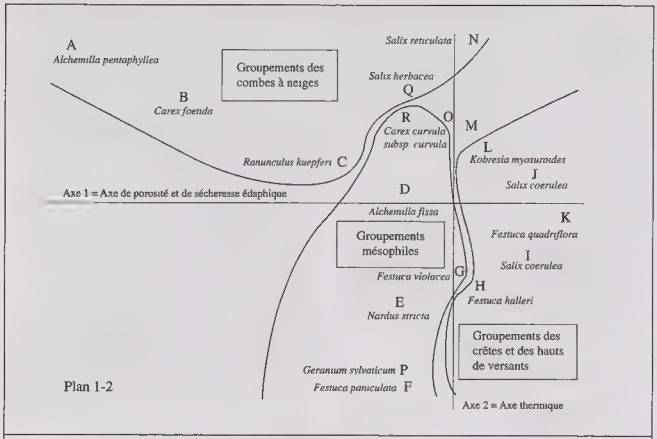
Sur flysch, les sols sont nettement plus acidifiés sur les crêtes (TAB. I), aussi bien à l'étage alpin moyen sous pelouse à *Kobresia myosuroides* (alocrisol 19) qu'à l'étage alpin inférieur sous pelouse xérique à *Festuca halleri* (podzosol ocrique 9). Le passage aux groupements de mode nival (identiques à ceux sur calcaire marneux) est également brutal, avec une généralisation des stagnogleys acides (redoxisol stagnique podzolisé).

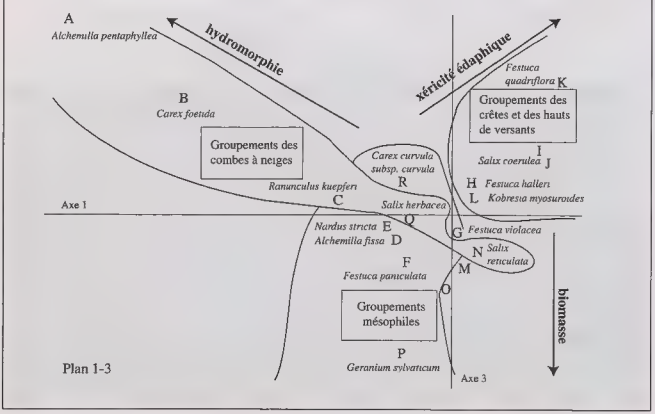
TABLEAU I.– Données écologiques et analytiques des principaux sols étudiés.

Ecological and analytical datas of the main studied soils.

Type de sol	Calcisol	Redoxisol stagnique podzolisé	Redoxisol stagnique	Colluviosol méso saturé	Brunisol méso saturé	Brunisol méso saturé	Colluviosol méso saturé	Alocrisol oligo saturé	Redoxisol stagnique podzolisé	Podzosol ocrique	Redoxisol stagnique podzolisé	Organosol calcique	Calcosol
n° sol	1	2	3	4	12	13	14	19	20	9	10	5	6
matériau	calcaire marneux	calcaire marneux	calcaire marneux	calcaire marneux	calcaire marneux	calcaire marneux	calcaire marneux	flysch	flysch	flysch	flysch	flysch	calcaire dur
altitude (m)	2675	2650	2650	2625	2500	2400	2400	2600	2600	2360	2400	2400	2400
exposition	S-SE	5	S	Sans	SE	NW	N	SE	S-SW	W-NW	E	E	S
topographie	crête	versant	combe	combe	versant	crête	combe	crête	combe	crête	combe	combe	crête
végétation (n° AFC)	L	C	A	Q	F	E	E	L	A	H	B	B	I
granulométrie à 10 cm													
sables (%)	27,9	19,3	18,4	18,6	18,2	24,6	17,6	34,9	9	18,2	8,9	8,9	12,9
limons (%)	46	44,6	46,8	46,9	50,5	41,5	44,2	39,2	53,8	39,7	46,2	46,2	34,8
argiles (%)	26,1	36,1	34,8	34,5	31,3	33,9	38,2	25,9	37,2	42	44,9	44,9	52,2
caractères chimiques de l'hor. le plus acide													
pH eau	6,1	5	5	5	5,4	5,4	5,5	5	4,7	5	4,7	4,7	7,3
S/T (%)	100	68	60	54	61	70	56	29	16	45	7	7	100
Al+++(meq/100 g)	0	6,4	8,2	7,1	1,6	2,4	2	9	9,2	6,4	16,1	16,1	0
caractères à 0-5 cm													
carbone (%)	10,5	1,3	13,2	11,2	4,4	8,6	5,2	10,3	14,5	17,5	11	11	14,3
C/N	11,6	14,3	12,2	13	11,4	13,4	11,8	13,8	13,7	12,5	12,9	12,9	10,2
carb. frac. < 50 micr. (% car. sol)	24,2	19,5	18	19,4	52,8	27,8	47	18,5	17,1	16,9	29	29	20,3

Source : MNHN


A
Alchemilla pentaphyllea
Groupements des combes à neiges
B
Carex foetida
Ranunculus kuepferi C
Axe 1 = Axe de porosité et de sécheresse édaphique
Salix reticulata N
Salix herbacea Q
R O
Carex curvula subsp curvula
M
L
Kobresia myosuroides
J
Salix coerulea
D
Alchemilla fissa
K
Festuca quadriflora
Groupements mésophiles
I
Salix coerulea
G
Festuca violacea
H
Festuca halleri
E
Nardus stricta
Groupements des crêtes et des hauts de versants
Geranium sylvaticum P
Festuca panculata F
Axe 2 = Axe thermique
Plan 1-2


A
Alchemilla pentaphyllea
hydromorphie
xéricité édaphique
Festuca quadriflora K
Groupements des crêtes et des hauts de versants
B
Carex foetida
Groupements des combes à neiges
Carex curvula subsp. curvula
R
I
Salix coerulea J
H Festuca halleri
L Kobresia myosuroides
Ranunculus kuepferi
C
Axe 1
Salix herbacea
Q
Nardus stricta B
Alchemilla fissa D
G Festuca violacea
N Salix reticulata
F
Festuca panculata
M
O
Groupements mésophiles
biomasse
P
Geranium sylvaticum
Axe 3
Plan 1-3

Sur calcaire dur, les sols de crêtes (5 et 6) se différencient des précédents aux deux sous-étages, par leur charge en cailloux, leur saturation en bases et leur caractère très humifère (organosol calcique). Dans les combes, sous pelouse à *Salix retusa* et *Salix reticulata*, la charge en cailloux étant encore très importante, l'hydromorphie est plus rare et surtout plus profonde.

ANALYSE FACTORIELLE ET PHYTO-ÉCOLOGIE DES PELOUSES

Plan 1-2

L'axe 1 oppose les pelouses des combes à neige de l'alpin supérieur dominées par les espèces les plus chionophiles aux pelouses écorchées de crêtes ventées (K) ou de pentes fortes (I et J). La signification de cet axe ne recoupe pas exactement l'opposition thermique/nival, classiquement définie, car les groupements de combes, dominés par *Salix retusa* et *S. reticulata* (N) et développés sur sols caillouteux sont positionnés très à droite de l'axe 1. Cet axe pourrait représenter essentiellement un gradient de porosité édaphique, opposant les groupements sur sols hydromorphes (sols tassés et peu oxygénés) aux groupements sur sols plus aérés (de mode nival ou thermique).

L'axe 2 oppose des communautés herbacées, développées essentiellement dans le subalpin supérieur (E et F) ou l'alpin inférieur d'adret sur calcaire (I), à des groupements de l'alpin moyen mais également à des landes (M), situées à plus faible altitude en ubac. Nous donnons à cet axe une signification essentiellement thermique ; il sépare les groupements mésophiles à réchauffement estival marqué des groupements restant toujours frais (par effet d'altitude, d'exposition ou de situation topographique). Le bilan thermique influence directement l'intensité de l'activité biologique dans les sols. Celle-ci, évaluée par l'importance de la fraction fine de matière organique, est relativement bien corrélée à l'axe 2, en particulier pour les groupements de mode nival (FIG. 3).

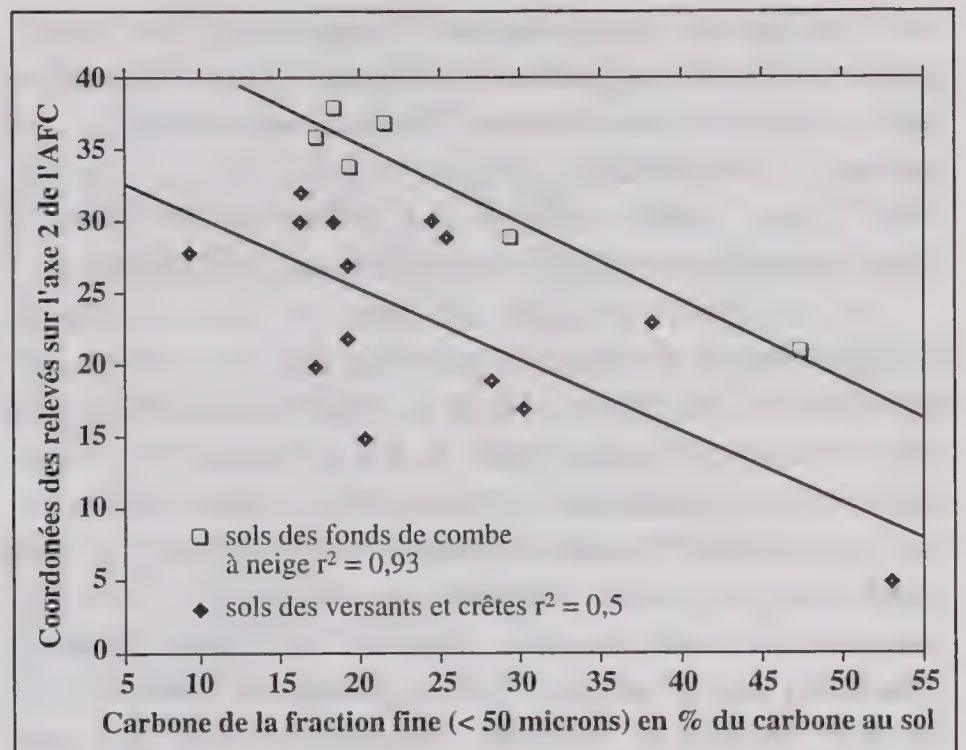


FIG. 3.– Relation entre la teneur en carbone de la fraction fine (en % du carbone organique du sol) des horizons A de l'ensemble des sols étudiés et la position des relevés de végétation sur l'axe 2 de l'AFC.

Relationship between the carbon concentration of the < 50 mm fraction of the A horizon (expressed in % of organic carbon of soil) of all studied soils and the position of the vegetation releves on the 2 ca axis.

Plan 1-3

L'axe 3 est clairement lié, dans son interprétation, à l'axe 1 (effet Güttman). Il s'agirait là de l'influence de l'eau du sol, avec une opposition entre, d'une part, les groupements mésophiles (axe 3 négatif) et, d'autre part, (axe 3 positif) les groupements développés en conditions anoxiques (dits "hygrophiles"), à gauche de l'axe 1, et les groupements xérophiles de crêtes, à droite de l'axe 1.

CONCLUSIONS

Nos caractérisations pédologiques ont permis de retrouver les conclusions d'autres auteurs ayant travaillé à l'étage l'alpin, à savoir l'importance de la microtopographie, qui conditionne, dans les combes à neige, le développement des sols hydromorphes et l'influence du substrat sur l'acidification des sols de crêtes.

Nos conclusions sur la phytoécologie des pelouses s'appuient sur l'interprétation des axes de l'analyse facto-

FIG. 2.– Localisation des points moyens des nuages relevés, définis par classification en boules optimisées et notés de A à R, sur les plans 1-2 et 1-3 de l'analyse factorielle des correspondances de 150 relevés phytosociologiques incluant 301 espèces. L'inertie des axes 1, 2, et 3 est respectivement de 6.3, 5.3 et 4.5 %. Le binôme indiqué en regard de chaque lettre est celui de l'espèce représentative de chaque ensemble (I : pelouse d'adret à *Sesleria coerulea* ; J : pelouse d'ubac à *Sesleria coerulea* ; M : landines à *Vaccinium uliginosum* ; O : Bas de pierriers à *Doronicum grandiflorum).* Trois domaines correpondant à la position microtopographique des groupements ont été définis postérieurement à l'analyse multivariée d'après les données recueillies sur le terrain.

Average point position of the releves-groups (from A to R) defined by cluster analysis on 1-2 and 1-3 correspondence analysis plans. The multivariate analysis has been made on 150 phytosociological releves including 301 species. The inertia of axis 1, 2 and 3 are respectively 6.3, 5.3 and 4.5 %. The species near every letter is the representative plant of each group (I : south facing slope with Sesleria coerulea-community ; J : north facing slope with Sesleria coerulea*-community ; M : Vaccinium uliginosum heathes ; O :* Doronicum grandiflorum *screeze). The subdivision in three domains corresponding to different microtopographic situation has been achieved after field observations.*

Source : MNHN

rielle qui fait ressortir avant tout l'importance des facteurs physiques du sol, en particulier la teneur en eau. Nous rejoignons en cela les conclusions d'autres études menées sur les rapports sol-végétation dans l'alpin (EDDLEMAN & WARD, 1984; ISARD, 1986), confortées également par des mesures écophysiologiques (OBERBAUER & BILLINGS, 1981).

Notre travail souligne également l'importance de l'hydromorphie et donc de la porosité des sols comme facteur principal de répartition de la végétation herbacée. La disponibilité en oxygène pour la rhizosphère étant directement liée à ce gradient d'hydromorphie, l'étude de la résistance et/ou de la tolérance au stress anoxique des espèces de combe à neige serait intéressante à mener en utilisant des marqueurs identifiés dans d'autres systèmes modèles (VARTAPETIAN & JACKSON, 1997). Des études préliminaires ont déjà montré que les plantes alpines sont très tolérantes à l'anoxie (CRAWFORD *et al.*, 1994).

Sur le plan biogéographique, nous pensons que l'originalité climatique des Alpes sud-occidentales pourrait se traduire au niveau de la physique du sol par trois types de conséquences déterminantes pour la végétation : 1) en altitude, les fortes précipitations neigeuses entraînent une hydromorphie (et donc des conditions anoxiques) pouvant se rencontrer assez haut sur les flancs des combes ; 2) le régime thermique, plus favorable que dans les Alpes de l'est, provoque une argilisation plus forte qui peut concourrir à augmenter l'hydromorphie des sols de combes. Ces deux premiers points concourrent à expliquer la forte représentation des pelouses nivales dans les toposéquences ; 3) le déficit hydrique estival (pendant la période de végétation), dû aux faibles précipitations et aux températures assez élevées, détermine un développement plus important, vers le bas, des pelouses de mode thermique, situées sur les hauts de versant.

Au total, il nous semble que les conditions édaphoclimatiques propices aux groupements mésophiles d'altitude ne sont que rarement réunies dans les Alpes sud-occidentales, ceci expliquant par exemple la rareté des pelouses alpines à *Carex curvula* dans notre région. Afin de conforter ces hypothèses, il sera nécessaire de mener à l'avenir des études à grande échelle dans des complexes microtopographiques représentatifs de différentes régions climatiques de l'arc alpin, en privilégiant les approches quantitatives (suivi du fonctionnement hydrique et thermique des sols par exemple) et écophysiologiques.

BIBLIOGRAPHIE

AUBERT, G., BOREL, L., LAVAGNE, A. & MOUTTE, P., 1965.– Feuille d'Embrun-Est. Élaboration d'une carte à moyenne échelle (1/50000) à partir de relevés exécutés à grande échelle (1/20000). *Doc. Cart. Vég. Alpes*, III : 61-86.

BARTOLI, F. & BURTIN, G., 1979.– Etude de quatre séquences sol-végétation à l'étage alpin. *Doc. Cart. Ecol.*, II, 1 : 79-94.

BILLINGS, W.D. & BLISS, L.C., 1959.– An alpine snowbank environment and its effect on vegetation, plant development and productivity. *Ecology*, 40 : 388-397.

BRAUN- BLANQUET, J. & JENNY, H., 1926.– Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des Caricion curvulae). *Denkschr. Schweiz. Naturf. Gesell.*, 63 : 183-349.

BRIANE, J.-P., 1991.– *Le traitement des données phytosociologiques sur microordinateurs compatibles IBM-PC. Manuel d'utilisation du logiciel ANAPHYTO.* Laboratoire de Systématique et d'Ecologie Végétales, Université de Paris XI : 29 p.

BRUCKERT, S., 1979.– *Analyse des complexes organo-minéraux des sols. In :* BONNEAU, M. & SOUCHIER, B. *Pédologie. Tome II : Constituants et propriétés des sols.* Masson, Paris : 187-209.

BOUNEMOURA, Z., 1996.– *Diversité phytoécologique des pelouses alpines dans la région du Lautaret-Galibier (Alpes françaises).* DEA Université de Grenoble I et d'Aix-Marseille III : 32 p.

CADEL, G., 1980.– Séries de végétation et sols du subalpin briançonnais sur roches-mères silico-alumineuses. Comparaison avec la Maurienne et la Tarentaise. *Sci. Sol. AFES*, 4 : 249-264.

CRAWFORD, R.M.M., CHAPMAN, H.M. & HODGE, H., 1994.– Anoxia tolerance in high arctic vegetation. *Arctic and Alpine Research*, 26 : 308-312.

DUCHAUFOUR, P. & GILOT, J.-C., 1966.– Etude d'une chaîne de sols de l'étage alpin (col du Galibier) et ses relations avec la végétation. *Oecologia Plantarum*, 1 : 253-274.

EDDLEMAN, L.E. & WARD, R.T., 1984.– Phytoedaphic relationships in alpine tundra of north-central Colorado, U.S.A. *Arctic an Alpine Research*, 16 : 343-359.

GENSAC, P., 1990.– Plant and soil groups in the alpine grasslands of the Vanoise massif, French Alps. *Arctic and Alpine Research*, 22 : 195-201.

GUINOCHET, M., 1938.– *Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée.* Thèse Université de Grenoble : 458 p.

ISARD, S.A., 1986.– Factors influencing soil moisture and plant community distribution on Niwot Ridge, Front Range, Colorado, U.S.A. *Arctic and Alpine Research*, 18 : 83-96.

LACOSTE, A., 1975.– La végétation de l'étage subalpin du bassin supérieur de la Tinée (Alpes Maritimes). *Phytocoenologia*, 3 : 123-345.

LAMBERT, K., 1996.– *Diversité des sols alpins dans la région du Lautaret-Galibier (Alpes françaises).* DEA Université de Grenoble I et d'Aix-Marseille III : 30 p.

OBERBAUER, S.F. & BILLINGS, W.D., 1981.– Drought tolerance and water use by plants along an alpine topographic gradient. *Œcologia*, 50 : 325-331.

PACHE, G., MICHALET, R. & AIME, S., 1996.– A seasonal application of the GAMS (1932) method, modified MICHALET (1991) : the example of the distribution of some important forest species in the Alps. *Diss. Bot.*, 258, J. Cramer, Stuttgart : 31-54.

RPE, 1992.– *Référentiel Pédologique des principaux sols d'Europe.* Editions de l'INRA : 222 p.

REISIGL, H. & KELLER, R., 1987.– *Alpenpflanzen im Lebensraum (Alpine Rasen Schutt-und Felsvegetation).* Gustav Fischer Verlag. Stuttgart : 149 p.

REYNIER, Ph., 1988.– *Étude phytoécologique, pédologique et statistique de stations sur schistes lustrés en Haute-Ubaye et régions avoisinantes, aux étages alpin et subalpin supérieur d'adret.* Thèse de 3e cycle, Université Joseph Fourier : 182 p.

VARTAPETIAN, B.B. & JACKSON, M.B., 1997.– Plant adaptations to anaerobic stress. *Annals of Botany*, 79 : 3-20.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 59-62

TYPOLOGIE FORESTIÈRE D'UNE VALLÉE DU TRENTIN SUD OUEST: VAL DEL LENO (ITALIE)*

Marco CIOLLI[1] & Elisabetta ROMAGNONI[2]

[1]Università di Trento - Dipartimento di Ingegneria Civile ed Ambientale, Via Mesiano 77 , 38050 Mesiano (TN), Italie (Marco.Ciolli@ing.unitn.it)

[2]ISAFA - Istituto Sperimentale per l'Assestamento e l'Alpicoltura Piazza Nicolini 6 - 38050 Villazzano (TN)

SUMMARY
(original scientific paper)

FOREST TYPOLOGY OF A TRENTINO SOUTH-WEST VALLEY: VAL DEL LENO
The forest typology of the Leno Valley in South-west Trentino has been analysed and classified. The samples made in the valley, the informations obtained from the management plan and the aerial photographs have permitted to divide the soil in areas with the same characteristics. A simple methodology to classify forest types with management purposes has been individuated. This method has been compared with an analysis made with the same data with Anaphyto. This work describes the methodology and the different forest types.

KEY WORDS: Forest typology - Forest management - Subalpine Spruce wood.

RÉSUMÉ
(travail original)

La typologie forestière de la Vallée du Leno dans le Sud-ouest du Trentin est présentée. Les relevés effectués dans la vallée avec les informations obtenues par les Plans d'aménagement forestier et les photographies aériennes ont permis de diviser le terrain en aires homogènes. Le travail a permis d'établir une méthodologie simple pour classer les types forestiers destinés à l'aménagement. La méthode simplifiée a été comparée à une analyse effectuée sur les mêmes données avec le logiciel de statistiques "Anaphyto". Les parties les plus importantes de la méthodologie ainsi que les différents types forestiers individualisés sont décrits.

MOTS CLÉS : Typologie forestière - Aménagement forestier - Pessière subalpine.

INTRODUCTION

Ce travail a été effectué pour répondre aux exigences du bureau d'Aménagement forestier de la Province Autonome de Trent (Italie), qui désirait connaître la typologie forestière de la partie aménagée de la vallée du Leno, très peu connue et située aux limites du Parc Adamello Brenta. Ceci constitue donc une étude pilote visant à identifier une méthodologie simple pour classer les types forestiers dans le Trentin ; elle fait partie intégrante d'un travail plus vaste qui veut donner de nouvelles clés d'interprétation et d'utilisation de données écologiques stationnelles et des caractéristiques du milieu dans l'objectif des aménagements forestiers. Le couplage des relevés effectués dans la vallée avec les informations obtenues par les Plans d'aménagement forestier et les photographies aériennes a permis de diviser le terrain en aires homogènes. Pour la partie boisée, on a utilisé la typologie forestière, considérée comme un bon instrument pour décrire la végétation, même si elle n'est pas encore très utilisée en Italie.

PRÉSENTATION GÉOMORPHOLOGIQUE, PÉDOLOGIQUE ET CLIMATIQUE

Le site d'étude est une vallée glaciaire suspendue orientée Ouest-Sud Ouest à Est-Nord Est, qui se greffe sur la vallée de Daone à la hauteur du lac de Malga Boazzo. Le substrat géologique de la vallée entière est essentiellement

* Manuscrit reçu le 28 septembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 29 décembre 1997.

Source : MNHN

constitué par des roches siliceuses (tonalite) très difficiles à altérer. Les sols sont pauvres, acides, leur épaisseur est très limitée et avec beaucoup de cailloux. Dans la partie plus haute de la vallée, on trouve des rankers, protorankers et lithosols, et dans la partie plus basse, des sols peu évolués. Par ailleurs dans les zones où du matériel morainique se mélange avec la tonalite, les sols formés sont plus profonds. Enfin, là où la pente est réduite et dans les parties plus riches en végétation, la pédogenèse peut conduire à des podzols.

Les diagrammes ombro-thermiques (FIG. 1) correspondent à un climat tempéré froid continental à la limite de la sous-continentalité : de très fortes variations thermiques, des précipitations annuelles moyennes autour de 1 500 mm par an concentrées surtout entre avril et novembre, avec des maxima en printemps-été. Le manteau neigeux est conséquent pendant l'hiver et provoque de fréquentes avalanches. La vallée n'est pas viabilisée et il est extrêmement difficile de la parcourir à cause des éboulis sur lesquels reposent les formations forestières.

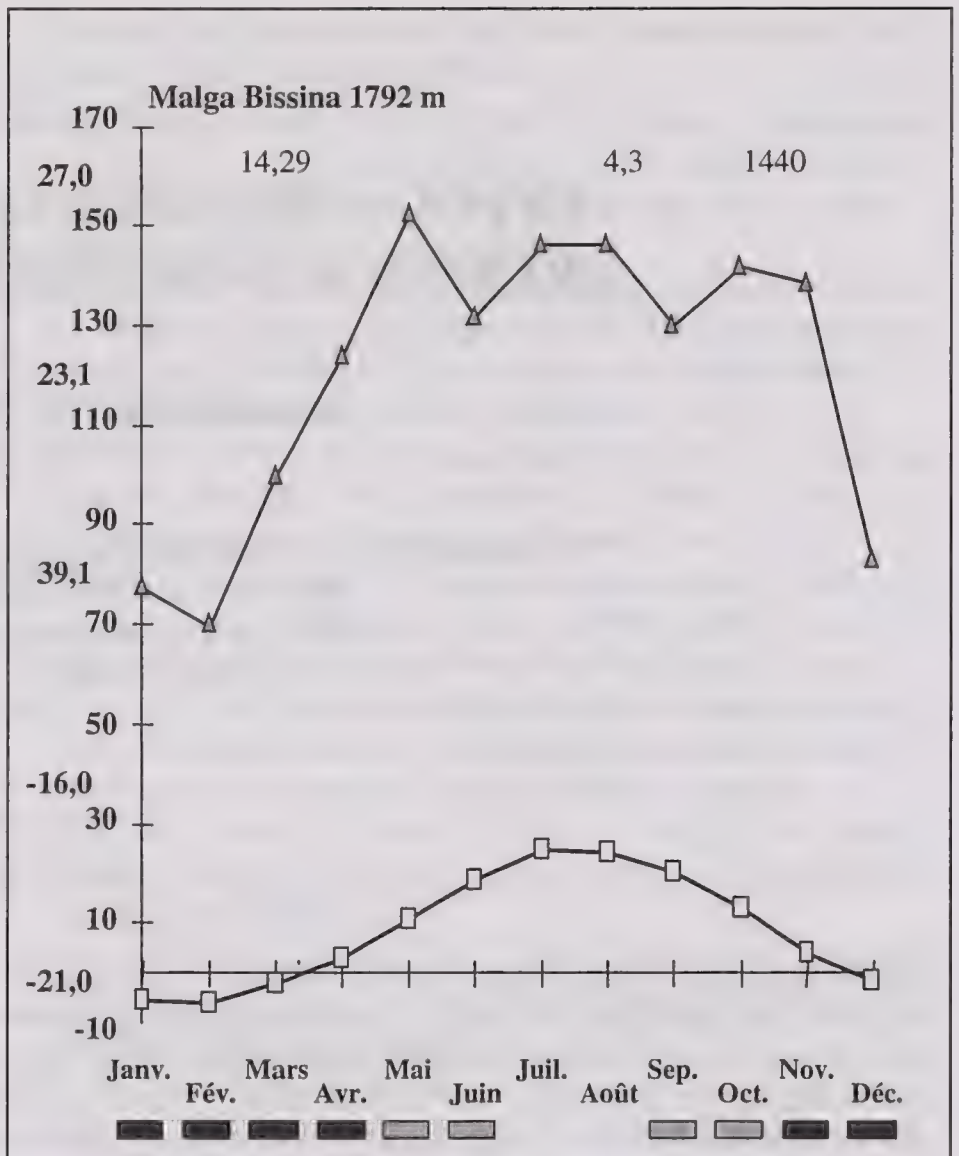


FIG. 1.– Diagramme ombrothermique de Malga Bissina : l'échelle indiquée représente la pluie (mm) ; pour la température (° C) il faut réduire de moitié.

Climatic graphic of Malga Bissina: the scale represents rain (mm): to have temperature (° C) it's necessary to halve it.

MÉTHODES

Les types de stations forestières ont été définis par deux analyses multivariées différentes : d'une part une analyse factorielle des correspondances (BRIANE, 1992) utilisant une matrice relevés-espèces et, d'autre part une analyse des correspondances principales (ACP) (LUDWIG, REYNOLDS, 1988) avec une matrice relevés-indices de LANDOLT (1977), où chaque relevé correspondent à 8 index de LANDOLT (F humidité, R réaction, N azote, H humus, D aération, L lumière, T température, K continentalité). Suite à ces deux analyses, les groupes sont définis à l'aide d'une Classification Hiérarchique Ascendante (CHA). Les deux types de regroupement obtenus par chaque analyse ont été comparés. Cette méthode utilisant deux analyses multivariées différentes est utilisée pour la première fois en Italie pour l'interprétation des axes factoriels. Son utilisation permet de comprendre le déterminisme stationnel.

RÉSULTATS

L'interprétation écologique des axes de l'analyse multidimensionnelle de la matrice relevés-indices de LANDOLT (CIOLLI & ROMAGNONI, 1996) a permis de déterminer la signification écologique des groupes d'espèces et de relevés (on insère ici seulement le graphique des axes 1-2 de l'ACP en FIG. 2 par faute de place). Pour évaluer la validité de cette méthode on a fait la comparaison avec les graphiques obtenus en analysant une matrice relevés-espèces avec "Anaphyto", qui a donné d'autres informations sur les espèces caractéristiques et sur la distribution des facteurs écologiques stationnels. "Anaphyto" a permis de comparer la distribution des espèces et de confirmer les tendances exprimées par l'analyse de la matrice simplifiée relevés-indices de LANDOLT qui reste, par contre, plus rapide et plus simple.

Parmi les aulnaies, nous pouvons séparer celles exposées au Nord, plus hygrophiles que celles exposées au sud, plutôt mésohygrophiles. Ce sont des formations liées à la présence de couloirs d'avalanches, occupés par l'aulnaie verte (*Alnetum viridis*).

Parmi les pessières, la CHA a séparé un type caractérisé par la présence d'*Aposeris foetida* dans lequel l'influence anthropique est évidente et un autre attribué à la catégorie des Pessières de transition qui subit l'influence d'une exposition partielle vers la vallée de Daone, moins continentale.

Les autres pessières semblent être plus proches entre-elles, et la différenciation entre les variantes avec myrtille ou avec fougères, qui se trouvent dans la queue de la CHA, est faiblement liée à la différence d'exposition. On a donc divisé ces variantes en utilisant surtout des critères techniques liés à la sylviculture.

Les Pessières subalpines sont constituées d'arbres mal conformés, en majeure partie très vieux, au tronc tortueux et ramifié plusieurs fois. Les arbres de trouvent sur un substrat hétérogène, d'où émergent parfois des rochers énormes. Les caractères communs de ces formations sont :

Source : MNHN

l'irrégularité de la couverture forestière, la distribution des arbres et de nombreux espaces vides. L'irrégularité n'est pas perceptible de l'extérieur. Les pessières observées depuis des points panoramiques semblent des formations très riches en volume sur pied avec une couverture continue. Sur les versants droits, la pessière appartient à la variante à "fougères", caractérisée par une discontinuité majeure et un faible développement en hauteur; le sous-bois est riche en espèces, dominé par les fougères herbacées comme *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris dilatata*, *Dryopteris filix-mas*, *Gymnocarpium dryopteris*. Elles atteignent une hauteur remarquable (strate qui recouvre les autres espèces).

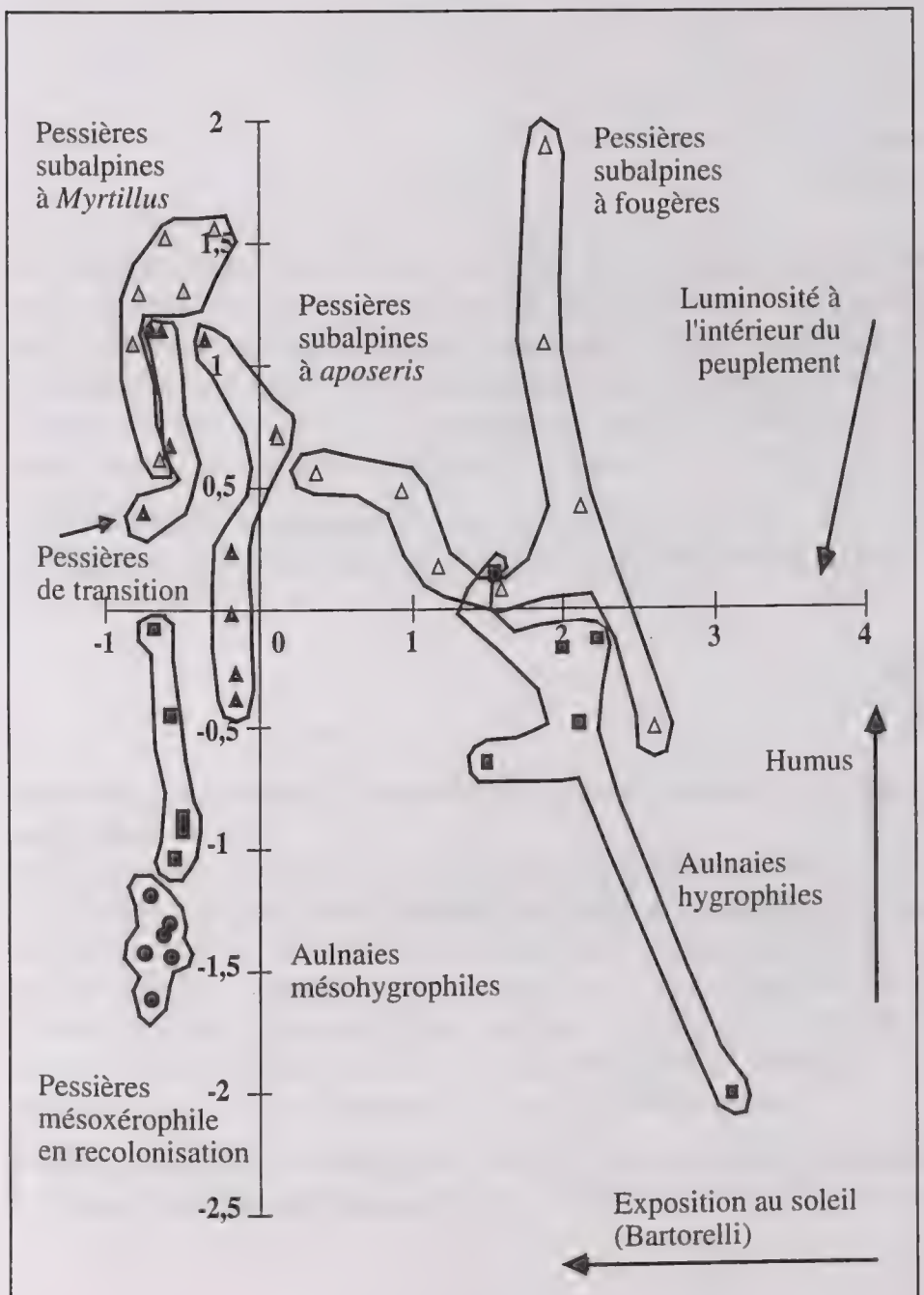


FIG. 2.– Axe 1-2 de l'ACP. L'axe 1 oppose les peuplements exposés au sud à ceux exposés au nord. L'axe 2 oppose les peuplements plus ouverts à ceux plus fermés ce qui peut-être interprété aussi comme l'opposition des peuplements plus développés avec un humus plus évolué à ceux qui ont un humus moins évolué.

Axis 1-2 of the PCA. Axe 1 sets populations in exposition south against population in exposition north. Axe 2 sets more opened populations against less opened populations and can be also interpreted as the opposition of the most humus developed vegetation against the less humus developed.

Les pessières situées sur le versant gauche ont été classées dans la variante à "myrtille" pour l'abondance de *Vaccinium myrtillus* et *Vaccinium vitis-idea,* qui couvrent avec les mousses les gros rochers en bas du versant.

La variante à "*Aposeris*" domine le fond de la vallée où le piétinement lié au pâturage est plus important. LASEN (1992) indique que cette variante ne présente pas des espèces typiques, mais qu'elle est caractérisée par une diffusion importante de *Aposeris foetida* parfois accompagnée par d'autres espèces liées au piétinement ou à des modifications anthropiques comme *Horminum pyrenaicum* ou *Plantago media.*

La "Pessière de transition" représente la variante qui lie les pessières-sapinières, développées sur le versant qui monte du lac de Malga Boazzo vers la vallée du Leno, et les pessières subalpines supérieures subissant une influence climatique conséquente de la vallée de Daone. En effet, la flore du sous-bois est composée par des éléments qui appartiennent aux deux types de phytocénoses.

Pour le type appelé "pessière mésoxérophile en recolonisation", le dynamisme de la végétation est utile pour expliquer la position de cette formation par rapport aux autres formations boisées et pour donner une signification plus importante en termes d'évolution. La structure est celle d'un peuplement forestier qui s'installe dans des zones anciennement pâturées ou sur des aires parcourues par des avalanches; dans ces zones, il y a eu un passage graduel du peuplement arbustif au bois. La couverture est extrêmement discontinue et cela influe sur la composition de la couche herbacée riche en espèces, conséquence du mélange des différents milieux (prairie, aulnaie, pessière). En outre, il a été possible avec la CHA, d'identifier le gradient entre les relevés selon le degré de maturation de la série de la pessière subalpine, grâce à des caractéristiques de la végétation ou des paramètres structuraux comme la couverture.

CONCLUSIONS

L'étude de la végétation, par l'intermédiaire d'une étude floristique et écologique couplée à l'analyse de la sylviculture et de l'aménagement des milieux a permis de structurer la végétation forestière du territoire, surtout du point de vue de la gestion, et de définir une typologie pour la vallée du Leno afin de réviser le plan d'Aménagement forestier. La méthodologie d'analyse simplifiée de LANDOLT a permis d'interpréter aisément les données et sa validité a été confirmée par comparaison avec d'autres types d'analyses. La dynamique de la végétation au sein de cette vallée est très intéressante. Comme la vallée ne peut pas être utilisée d'un point de vue économique, il serait très intéressant d'y développer un important programme de recherches.

Source : MNHN

BIBLIOGRAPHIE

BRIANE, J.P., 1992.– Les traitements des données phytosociologiques sur microordinateur compatibles IBM-PC. Laboratoire de systématique et Écologie Végétales, Université Paris

CIOLLI, M. & ROMAGNONI, E., 1996.– Flora e vegetazione della Val del Leno. Annali dell'Accademia di Scienze Forestali n∞45 1996, pp 265-306, Firenze.

LANDOLT, E., 1977.– *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizerflora.* Veröffentlischungen des Geobot. Inst. der Eidg. Techn. Hochschules, Stiftung Rübel in Zürich.

LASEN, C., 1992.– Definizione dell'inquadramento tipologie-vegetazione delle cenosi forestali e degli ambiti di particolare significato naturalistico-ambientale in ordine alle risorse floristico-vegetazionali. *In : AAVV, Piano Generale Forestale.* P.A.T., Trento.

LUDWIG, J.A. & REYNOLDS, J.F., 1988.– Statistical Ecology, A primer on methods and computing. John Wiley and Sons.

Source : MNHN

Ecologie, t. 29 (1-2) 1998 : 63-65

THE FORMATION AND DISTRIBUTION OF SOILS AND VEGETATION AT THE ZUGSPITZPLATT (BAVARIA, GERMANY) RELATED TO CLIMATE, ASPECT AND GEOMORPHOLOGY*

Barbara CREDNER, Carola HÜTTL & Konrad RÖGNER

Institut für Geographie der LMU München, Luisenstr. 37, 80333 München, Germany.

SUMMARY
(original scientific paper)

The Zugspitzplatt covers the subnival zone (2600 - 2350 m) and the alpine zone (2350 - 1980 m); below 1980 m the subalpine zone begins while above 2600 m the nivale zone is situated. The differences in the formation of soils and vegetation depend on climatic factors, this means on altitude. The zonation of the mapped associations of the vegetation is in a rough outline limited by the calculated climatological thresholds. Modifications are caused by geomophologic factors (rock falls, moraines of holocene age, shady situations, long lasting snow covers etc.).
The distribution patterns of the mapped soils follow approximately altitudinal limits; but they have to be subdivided - especially in the alpine zone- where "air born dust" plays an important role as well as geomorphologic and hydrologic factors.

KEY WORDS: High montaineous region - Glacio-karst - Distribution of soils and vegetation - Vegetation and geomorphologic zones - Influence of climate and geology - Formation of different soil types and vegetation communities.

RÉSUMÉ
(travail original)

FORMATION ET DISTRIBUTION DES SOLS ET DE LA VÉGÉTATION DANS LA RÉGION DU ZUGSPITZPLATT (BAVIERE, ALLEMAGNE) LIÉS AU CLIMAT, AU RELIEF ET À LA GÉOMORPHOLOGIE
Le Zugspitzplatt s'étend sur la zone subnivale (2600-2350 m) et sur la zone alpine (2350-1980 m). La zone subalpine commence au-dessous de 1980 m et la zone nivale au-dessus de 2600 m. Les différences dans la formation des sols et de la végétation sont causées par les facteurs climatologiques, c'est-à-dire par l'altitude. La zonation des associations de la végétation (dressées dans une carte topographique) est limitée par des valeurs climatologiques (températures calculées). Les modifications sont causées par les facteurs géomorphologiques (chute de pierres, moraines holocènes, lieux ombreux, couches de neige persistante etc.). La distribution des sols est liée aux limites causées par l'altitude; mais il y a aussi des subdivisions - spécialement dans la zone alpine - où les sédiments éoliens ("air borne dust") sont très importants ainsi que les facteurs géomorphologiques et hydrologiques.

MOTS CLÉS : Haute montagne - Relief glacio-karstique - Distribution des sols et de la végétation - Zones climatiques et géomorphologiques - Influence du climat et de la géologie - Formation des sols et des associations de la végétation.

INTRODUCTION, LOCATION AND AIM OF THE STUDY

The Zugspitze (2963 m), the highest mountain in Germany, is situated 100 km to the southsouthwest of Munich at the border between Bavaria (Germany) and Tyrolia (Austria) in the Wetterstein region. The mountains of the Nortern Limestone Alps are characterized by steep to oversteepened rock walls and cragged rock formations. Very big differences in altitude exist over short distances (f.e. Zugspitze - Eibsee: 2000 m over 3,5 km). An exception this fact is represented by the Zugspitzplatt (situated 400 - 1000 m below the summit of the Zugspitze). It gently dips to the east from 2600 to 2000 m over a distance of 3 km and ends with a sharp and steep step of 600 m (caused by a fault).

Because of its gentle relief and the fact that the outcropping rock is constant (Wetterstein-limestone all over the region of our studies) the Zugspitzplatt represents an ideal area for studying the dependence of soil and vegetation from climatic factors caused by altitude.

* Manuscrit reçu le 30 septembre 1996; version révisée acceptée pour publication le 26 novembre 1997.

Source : MNHN

Furthermore, the area (despite some small regions) was not covered by glaciers during the Holocene. Therefore the time span for the formation of soil and vegetation was the same. The aim of the following paper is to show that

- there exist clear connections/interactions between climate/altitude and soil/vegetation

and

- there are exceptions from this principle pattern which can be explained.

GEOLOGY AND GEOMORPHOLOGY

The area of our field studies is totally built up of the Wetterstein-limestone (Ladin, middle Trias, Mesozoikum), which geochemically consists predominantly out of calcite ($CaCO_3$), subordinately of dolomite (Ca, Mg $(CO_3)_2$) and to a small amount of unsoluble residuals (see TAB. I). This means the factor rock or substratum is a constant one.

The geomorphology of the bigger landforms reflects in a very clear manner the tectonic structure: The syncline in the centre of the Wetterstein region (MILLER, 1961) forms the gently dipping Zugspitzplatt ("platt" means flat), while the upfolded rims of the syncline form the summits, the oversteepened walls and the sharp crests of the surroundings.

The geomorphologic forms of smaller size are results of weathering, denudation and accumulation. Steep debris cones and rock fall areas are situated close to the summits, walls and crests while the Zugspitzplatt is characterized by forms of glaciokarst. The smaller geomorphologic forms like karren are created during the Holocene, while bigger forms like dolines represent a longer development.

The fact that the Zugspitzplatt is devoid of fluvial dynamics - despite the still existing small glaciers at the uppermost limit - indicates remarkably the karstic character of the landscape.

The existence of late glacial (late Würmian) terminal moraines and ground moraines is very important for the formation of soils and vegetation. Moraine sediments can clearly be recognized by the dense vegetation, especially in the alpine zone.

CLIMATE

The climate of the area is high-alpine but stepped according to a thermal gradient. The value of this gradient is 0,5 °C between the Zuspitz-summit (2963 m) and Garmisch-Partenkirchen (707 m) regarding the annual means. Taking into account the monthly values of the years 1963-1993, the following thresholds during the period of vegetation growth can be calculated for the "classic" and common zones of vegetation (ELLENBERG, 1983, OZENDA, 1988) in the Northern Alps (see TAB. II):

The presented data support by documentary evidence that:

- The upper limit of the subnivale zone reaches 4,7°C during July. This means the period of vegetation growth (months with 5°C and more acc. to WALTER & BRECKLE, 1991) lasts approximately one month at the upper limit and two months at the lower limit.

- At the lower limit of the alpine zone there are already three months with temperatures above 5°C and one month with nearly 9°C. This means: the timberline is below 1980 m but shrubs, bushes as well as *Pinus mugo* can grow.

- At the lower limit of the subalpine zone exist two months with an average of 10°C and more; trees can easily grow.

RESULTS

ZONES OF VEGETATION

Mapping of vegetation (methods acc. to BRAUN-BLANQUET, 1926; OBERDORFFER, 1993) lead to the following distribution patters:

- The nivale zone (above 2600 m) is characterized by cryovegetation (algae, lichens, mosses), at some spots by *Ranunculus glacialis* and *R. alpestris* as well was of some typical species of subnival zone.

- The communities of the subnival zone (2600-2350 m) consist of *Thlaspietum rotundifolii* (Täschelkrauthalde) in the upper region, while in a lower belt *Leontodontetum montani* (Berglöwenzahnhalde) dominates. *Arabidetum caeruleae* (Alpengänsekresse-Schneeboden) is connected with long lasting snow covers and therefore primarely not related to altitude.

- The meadows are typical plant communities in the alpine zone (2350-1980 m). They can be divided in two associations:
  – *Caricetum firmae* (Polsterseggenrasen) and
  – *Seslerio-Caricetum sempervirentis* (Blaugras-Horstseggenrasen)

- The plant communities of the upper subalpine zone (1980 - 1650 m) are characterized by small trees (*Pinus mugo*) and shrubs (*Rhododendron hirsutum*).

ZONATION OF SOILS

According to the climatically caused zones (depending on different altitudes) of vegetation there also exists - roughly spoken - an altitudinal zonation of some typical soils (method: Bodenkundliche Kartieranleitung der *Arbeitsgrupe Bodenkunde* based on the nomenclature of *Kubiena, Mückenhausen*):

Source : MNHN

• In the nival zone no soil in the common sense exists except of extreme lithosols ((Ai)-Cv-Cn), that means debris as a result of mechanical weathering.

• In the upper part of the subnival zone carbonate syrosems (Ai-Cv-Cn; "Carbonat-Lockersyrosem"), indicate the beginning of soil formation while in the lower part the type of an initial rendzina, the "Proto-Rendzina" (AhCv-Cv-Cn) predominates.

• In the upper part of the alpine zone "Moderrendzinen" [(OF)-(OH)-Ah-AhCv-Cv-Cn] exist; this means rendzina with minor to huge layers of the humus type moder (destruction of organic matter is uncomplete because of reduced activity of soil fauna; pH lightly acid to acid). They can be devided in moist and dry types ("Pechrendzina/Polsterrendzina") and are mostly associated with *Caricetum firmae*. The "Pechrendzina" is situated in depressions with long lasting snow cover while the drier "Polsterrendzina" dominates exposed surfaces in south to south-easterly aspect.

• The "Mullrendzinen" (Ah-AhCv-Cv-Cn) with the humus type mull (good mineralisation because of high activity of soil fauna; neutral pH) are related to the *Seslerio-Caricetum semp.* association.

Brownearth-Rendzinas (Ah-AhBv-Bv-BvCv-IICn) have developed on accumulated air-borne dust. The depth of the Bv-horizon (free of coarse material) is up to 40 cm and could not be explained as the unsoluble residuum (c.f. tab. 1: geochemistry of the Wetterstein-limestone) caused by limestone solution. The soil type is often associated with the *Seslerion*-meadow.

• The soil type of the subalpine zone is the "Tangelrendzina"(OL-OF-OH-(Ah)-AhCv-Cv-Cn). This soil exists under the conifer and heathlandlike vegetation of *Rhododendro-hirsuti Mugetum* and shows extremely huge layers of organic matter. The humus type "mor" is characterized by the paucity of soil micro fauna and the lack of intermixing of organic matter with the mineral componentes (derived from solid rock); the pH is extremly acid.

DISCUSSION

The presented, schematic ecological soil- and vegetation zones follow altitudinal limits and can be identified in the nature only in a rough outline. According to the thermal gradient (0,5 - 0,6°C/100 m) the soil development increases with decreasing altitude. The differenciation of the soil profiles gets more complicated the more one descends. The idealized pattern is as follows:

Lithosol (highest altitudes)
Carbonaceous Syrosem
Proto-Rendzina
Moder-Rendzina (Polster- und Pechrendzina)
Mullartige Rendzina
Brownearth-Rendzina
Tangel-Rendzina (lowermost altitudes).

In detail the pattern is more complicated:

• The regions with rockfalls show a multifold mosaic of the vegetation , *Thlaspion rotundifolii*, *Arabidon caeruleae* and *Seslerion variae* exist close together independent of the altitude only related to the relief position and the age of the rock falls.

• The *Thlaspion rot.* and the *Seslerion variae* do not only reflect an altitudinal gradient; both grow downwards where Holocene glacier advances and retreats can be distinguished and where debris cones or shady positions occur.

• The *Caricetum firmae* has to be subdiveded into four types:

– stage of the beginning	("Protorendzina")
– exposed to the sun	("Polsterrendzina")
– shady position	("Pechrendzina")
– situated on bare, solid rock surfaces	("Polsterrendzina")

• The *Seslerio-Caricetum sempervirentis* is fragmented in a high manner but fits good with the lowermost part of the alpine zone.

• The *Rhodendro-hirsuti Mugetum* draws in a very good clearness the picture of a well defined vegetation zone (exception: region of the rock fall areas and debris cones).

Generally it can be stated (with all exceptions!): the distinct climatologic and geomorphologic zones in the high mountaineous region of the Wetterstein region show characteristic zones of soil- and vegetation communities. The soils and partly the vegetation allow a clear subdivision of the the altitudinal/thermal zones.

REFERENCES

ARBEITSGRUPPE BODENKUNDE, 1982.– *Bodenkundliche Kartieranleitung*. Hannover.

BRAUN-BLANQUET, J. & JENNY, H., 1926.– Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des *Caricion curvulae*). *Denkschrift Schweiz. Naturf. Ges.*, 63, Abhdlg. 2. Zürich.

ELLENBERG, H., 1983.– *Die Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht.* Stuttgart.

MILLER, H., 1961.– Der Bau des westlichen Wettersteingebirges. *In: Z. dt. geol. Ges.*, Bd. 113, 409-425, Hannover.

OBERDORFER, E., 1993.– Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil 1: Fels- und Mauergesellschaften, alpine Fluren, Wasser-, Verlandungs- und Moorgesellschaften. Stuttgart.

OZENDA, M., 1988.– *Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum.* Stuttgart.

WALTER, H. & BRECKLE S., 1991.– *Ökologische Grundlagen in globaler Sicht.* Stuttgart.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 67-72

LE DIAGNOSTIC PHYTOSOCIOLOGIQUE APPLIQUÉ À DES COMMUNAUTÉS HERBACÉES D'ALTITUDE

EXEMPLES DANS LES ALPES DU NORD ET LE MASSIF CENTRAL FRANÇAIS*

René DELPECH

1, rue Henriette, F-92140 Clamart.

SUMMARY
(original scientific paper)

THE PHYTOSOCIOLOGICAL DIAGNOSIS APPLIED TO HIGHLAND HERBACEOUS COMMUNITIES. EXAMPLES IN FRENCH ALPS AND MASSIF CENTRAL.
This work shows how a diagnosis of ecological stand conditions can be obtained from a phytosociological analysis of an herbaceous community. After a short recall of earlier works, we explain the methodological way for distribute the taxons of one relevé between the syntaxonomical units of differents hierarchical levels, with frequency or abundance-dominance of these taxons. The interpretation leans on the informations concerning the synecological signification of each syntaxonomical unit. Three examples (one in the Massif Central, two in the Alps) explicit the method. Each represents a defined vegetal grouping. The diagnosis explains the effects of mesoclimatic (thermic and snow) conditions, water supply and trophic level of soil and biotic factors (mowing, grazing). The relative value of these informations and the problem of sociological affinities of species are debated.

KEY WORDS: Sociological affinity - Ecological factor - Plant communities grouping - Sward - Meadow - Phytosociological sample stand - Stand area - Syntaxonomical unit.

RÉSUMÉ
(travail original)

Ce travail montre comment un diagnostic des conditions écologiques stationnelles peut être obtenu à partir de l'analyse phytosociologique d'une communauté herbacée. Après un bref rappel de travaux antérieurs, on expose le cheminement méthodologique permettant de ventiler les taxons d'un relevé entre les unités syntaxinomiques de divers niveaux hiérarchiques en tenant compte de la fréquence ou de l'abondance-dominance de ces taxons. L'interprétation s'appuie sur les informations relatives à la signification synécologique de chaque niveau syntaxinomique. Trois exemples (un dans le Massif Central, deux dans les Alpes du Nord) illustrent la méthode. Chacun correspond à un groupement végétal défini. Les diagnostics établis traduisent l'incidence des conditions mesoclimatiques, notamment des régimes thermique et nivométrique, du régime hydrique et du niveau trophique du substrat ainsi que des facteurs biotiques (coupe, pâturage). La valeur relative de ces informations est discutée ainsi que le problème des affinités sociologiques des taxons.

MOTS CLÉS : Affinité sociologique - Facteur écologique - Groupement végétal - Pelouse - Prairie - Relevé phytosociologique - Station - Unité syntaxinomique.

INTRODUCTION

PROBLÉMATIQUE DE L'ÉTUDE

L'objectif principal d'un inventaire des communautés existant à l'intérieur d'une formation végétale d'une région donnée est, bien sûr, l'élaboration d'une typologie de ces communautés, c'est-à-dire la mise en évidence de groupements végétaux à un niveau suffisamment fin pour être opérationnel. Mais, en matière d'applications, cet objectif n'est pas une fin en soi. Il est également nécessaire, pour pouvoir tirer parti de cette typologie, de connaître la signification synécologique de chaque groupement. Ce problème a été largement explicité par le fondateur de la phytosociologie (BRAUN BLANQUET, 1964, chap. 3 et 4) ainsi que dans des ouvrages plus récents (WILMANNS, 1989, par ex.). D'où

* Manuscrit reçu le 8 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 1er décembre 1997.

Source : MNHN

l'intérêt d'un diagnostic formulé à partir des informations, notamment floristico-écologiques, recueillies sur le terrain au niveau d'une communauté végétale pouvant se rapporter à un (ou éventuellement plusieurs) type(s) décrit(s).

RAPPEL DE TRAVAUX ANTÉRIEURS

La méthode d'analyse utilisée pour répondre à cette problématique a déjà fait l'objet d'études. Il convient notamment de citer l'étude de BÉGUINOT (1992) sur le diagnostic phytosociologique ainsi que les considérations développées par DE FOUCAULT (1986a) sur la causalité en phytosociologie. Pour notre part, nous avons évoqué cette question, d'un point de vue pratique, à plusieurs reprises (DELPECH, 1982, 1985, 1988, 1989; DELPECH & PHILIPPE 1988; DELPECH & GÉHU 1988). Mais nous n'avions pas eu l'occasion d'en faire l'application à des prairies ou pelouses d'altitude, ce qui a motivé la présentation de ce travail dans le cadre du colloque "Sols et végétations de montagne".

MÉTHODE UTILISÉE

On part de relevés floristiques stationnels comportant une estimation visuelle de l'abondance-dominance des taxons (BRAUN BLANQUET, 1964) ou une estimation de leur fréquence résultant de l'utilisation d'une technique d'échantillonnage (DE VRIES & DE BOER 1959; DAGET & POISSONET, 1971; entre autres). Les taxons de faible fréquence ou non pris en compte lors de l'échantillonnage figurent dans les relevés avec le signe +.

L'interprétation des relevés est fonction des données dont on peut disposer dans la région considérée. Si celle-ci a fait l'objet d'une étude phytosociologique détaillée ayant mis en évidence, pour la formation végétale considérée, des groupements végétaux élémentaires (du niveau de l'association, voire de la sous-association), il est immédiatement possible de savoir à quelle unité syntaxinomique de base un relevé peut être rattaché ou, s'il ne peut l'être de manière évidente, entre quelles unités syntaxinomiques il se place (cas de stations en position topographique ou édaphique intermédiaire ou de végétation en cours d'évolution, suite à une perturbation ou à un abandon de pratiques antérieures). Si la région n'a pas été l'objet d'étude phytosociologique, il est nécessaire de comparer le relevé aux données phytosociologiques élaborées dans une région voisine par ses caractéristiques floristico-géographiques.

La liste floristique du relevé est alors ventilée entre les unités syntaxinomiques de divers niveaux dont la composition floristique est définie, en s'aidant pour cela des données de synthèse publiées (GUINOCHET & DE VILMORIN, 1973-1984; JULVE, 1993; OBERDORFER, 1994; THEURILLAT *et al.*, 1995). La signification synécologique des unités syntaxinomiques étant généralement connue à partir des travaux des auteurs qui les ont décrites ou étudiées, il est possible d'apprécier, de manière synthétique, les caractères écologiques de la communauté, au moins en ce qui concerne l'incidence des principaux facteurs non détectables à première vue sur le terrain (conditions meso- ou microclimatiques, régime hydrique, état ionique et niveau trophique du substrat, effet des pratiques d'utilisation ou d'éventuelles perturbations).

EXEMPLES

Les trois exemples suivants illustrent l'utilisation de la méthode. La nomenclature utilisée est celle de Kerguelen 1993 pour le premier exemple (Massif Central) et celle d'AESCHIMANN & BURDET (1994) pour les deux autres exemples (Alpes du Nord).

Premier exemple

Prairie de la région du Cézallier (Cantal), altitude 1 100 m, substrat basaltique (TAB. I).

Le peuplement a été échantillonné selon la technique De VRIES à raison de 30 unités d'échantillonnage. Les résultats sont exprimés en contributions spécifiques de présence (CS %) des espèces (GODRON *et al.*, 1967) :

$$CS = \frac{p_i}{\sum^n p_i} \times 100$$

p_i nombre d'observations de la présence de l'espèce i lors de l'échantillonnage

n nombre d'espèces observées lors de l'échantillonnage

La région n'a, à notre connaissance, pas fait l'objet d'une étude phytosociologique concernant les formations herbacées. Mais deux régions voisines, de caractéristiques géographiques et floristiques analogues, ont été étudiées à ce point de vue : l'Aubrac (DE FOUCAULT, 1986b) et les Monts Dore (JULVE, 1983). La comparaison de notre relevé à ceux réalisés par ces auteurs permet de le rattacher sans ambiguïté à l'association *Ranunculo aconitifolii - Filipenduletum ulmariae* Bal. et Hübl. 1979 et à sa variante à *Rumex acetosa* et espèces prairiales décrite par De FOUCAULT en Aubrac. Notre relevé présente en effet 7 espèces sur 10 de la combinaison caractéristique de cette association et toutes les espèces (6) de la variante.

Le diagnostic synthétique résultant de l'examen du tableau I permet de préciser qu'il s'agit d'une prairie de fauche montagnarde hygrophile, sur sol profond asphyxique, mesotrophe à eutrophe. En outre, la présence de dix espèces tolérant parfaitement le pâturage avec une CS globale de près de 40 % permet d'ajouter que cette prairie est aussi pâturée à certaines saisons.

Deuxième exemple

Pelouse de haute Maurienne (Savoie), altitude 2 330 m, substrat morainique (TAB. II).

Ici le peuplement a été échantillonné selon la technique de DAGET & POISSONET modifiée, à raison de 50 unités

Source : MNHN

TABLEAU I.– Prairie du Cézallier (Massif Central)[1].
Meadow of "Cezallier" (Massif Central)[1].

Combinaison caractéristique de l'association (*Ranunculo aconitifolii - Filipenduletum ulmariae* Bal. et Hübl. 1979 : prairies montagnardes hygrophiles sur substrat meso-eutrophe)	
Polygonum bistorta	14,6
Filipendula ulmaria	3,3
Cirsium rivulare	0,6
Veratrum album	0,6
Trollius europaeus	0,6
Ranunculus aconitifolius	+
Chaerophyllum hirsutum	+
Différentielles de variante (espèces prairiales)	
Lathyrus pratensis	8
Trisetum flavescens	2,6
Rumex acetosa	1,3
Holcus lanatus	1,3
Alopecurus pratensis	+
Trifolium pratense	+
Caractéristiques d'alliance (*Calthion palustris* Tx. 1937 : prairies fauchées hygrophiles sur sol asphyxique mesotrophe à eutrophe)	
Caltha palustris	6
Lotus pedunculatus	2
Myosotis scorpioides	+
Caractéristiques d'ordre (*Molinietalia coeruleae* W. Koch 1926 : prairies hygrophiles non inondables, oligotrophes à mesotrophes)	
Scorzonera humilis	3,3
Juncus acutiflorus	1,3
Sanguisorba officinalis	+
Angelica sylvestris	+
Galium uliginosum	+
Caractéristiques de classe (*Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937 : prairies et pâturages eurosibériens mesophiles et hygrophiles)	
Taraxacum officinale	12
Trifolium repens	11,3
Poa trivialis	10,6
Festuca gr. rubra	6,6
Avenula pubescens	6,6
Dactylis glomerata	1,3
Poa pratensis	1,3
Carum carvi	1,3
Ranunculus acris	1,3
Alchemilla xanthochlora	0,6
Cerastium fontanum	0,6
Cardamine pratensis	0,6
Festuca pratensis	+
Noccaea caerulescens	+
Compagnes	
Carex nigra	2,6
Anthoxanthum odoratum	0,6
Primula elatior	0,6
Peucedanum palustre	+
Narcissus pseudonarcissus	+
Silene vulgaris	+

[1] fréquences des espèces en CS %
frequencies of the species in CS %

TABLEAU II.– Pelouse de haute Maurienne (Alpes du Nord)[1].
Meadow of "haute Maurienne" (Northern Alps)[1].

Caractéristiques d'association (*Potentillo aureae - Nardetum strictae* Br. Bl. 1949 em. Riv. Mart. & Gehu 1978) : pelouses subalpines et alpines acido-mesophiles pâturées	
Geum montanum	16,1
Nardus stricta	15
Botrychium lunaria	0,7
Hieracium lactucella	+
Caractéristiques et différentielles d'alliance (*Nardion strictae* Br. Bl. 1926) : pelouses oligotrophes sur sols profonds, à durée d'enneigement relativement longue - et d'ordre (*Caricetalia curvulae* Br. Bl. 1926)	
Plantago alpina	11,5
Potentilla aurea	11,1
Viola calcarata	9,8
Cerastium arvense ssp. *strictum*	2,6
Ranunculus kuepferi	1,2
Gentiana campestris	0,3
Homogyne alpina	0,2
Gentiana acaulis	+
Campanula barbata	+
Caractéristiques de classe (*Caricetea curvulae* Br. Bl. 1948) : pelouses alpines et subalpines acidophiles, oligotrophes	
Luzula sudetica	+
Hieracium piliferum	+
Euphrasia minima	+
Veronica bellidioides	+
Veronica allionii	+
Espèces de l'ordre des *Seslerietalia variae* Br. Bl. 1926 (pelouses alpines et subalpines basoneutrophiles à faiblement acidophiles)	
Carex sempervirens	2,3
Galium anisophyllon	1,2
Trifolium thalii	0,9
Euphrasia hirtella	+
Espèces des alliances du *Poion alpinae* Oberd. 1950 (pelouses alpines et subalpines mesotrophes à eutrophes pâturées) et du *Triseto-Polygonion bistortae* Br. Bl. & Tx. ex Marschall 1947 (prairies montagnardes et subalpines surtout fauchées)	
Festuca puccinellii	2,5
Phleum alpinum	1,8
Poa chaixii	1,2
Trifolium badium	0,8
Ranunculus montanus	0,6
Trifolium pratense ssp. *nivale*	0,3
Poa alpina	0,3
Trollius europaeus	+
Crocus albiflorus	+
Polygonum bistorta	+
Noccaea caerulescens	+
Autres espèces de l'ordre des *Arrhenatheretalia* Pawl. 1928 (prairies mesophiles mesotrophes à eutrophes)	
Trifolium repens	4,1
Trisetum flavescens	+
Alchemilla xanthochlora	1,1
Cerastium fontanum	+
Achillea millefolium	0,9
Compagnes	
Plantago atrata	5,1
Sagina saginoides	0,9
Agrostis capillaris	2,1
Polygonum viviparum	0,6
Anthoxanthum odoratum	2
Cirsium acaule	0,6
Campanula scheuchzeri	1,7
Lotus corniculatus	0,3

[1] fréquences des espèces en CS %
frequencies of the species in CS %

Source : MNHN

TABLEAU III.– Pelouse de Tarentaise (Alpes du Nord)[1].
Meadow of "Tarentaise" (Northern Alps)[1].

Caractéristiques d'association (*Seslerio-Caricetum sempervirentis* Lüdi 1921 em. Br. Bl. 1926) et d'alliance (*Seslerion variae* Br. Bl. 1926) (pelouses alpines et subalpines à végétation discontinue, xerothermophiles, basoneutrophiles, oligotrophes à oligo-mesotrophes, sur sol squelettique)	
Sesleria caerulea	2
Carex sempervirens	1
Festuca quadriflora	1
Gentiana clusii	+
Anthyllis vulneraria ssp. *alpestris*	+
Scabiosa lucida	+
Euphrasia salisburgensis	+
Globularia cordifolia	+
Draba aizoides	+
Caractéristiques d'ordre (*Seslerietalia variae* Br. Bl. 1926) et de classe (*Elyno-Seslerietea* Br. Bl. 1948) (pelouses alpines et subalpines neutrobasophiles à durée d'enneigement supérieure à 4 à 5 mois)	
Helianthemum nummularium ssp. *grandiflorum*	2
Satureia alpina	1
Potentilla crantzii	+
Erigeron alpinus	+
Galium anisophyllon	+
Trifolium montanum	+
Hippocrepis comosa var. alpina	+
Polygala alpestris	+
Linum catharticum var. subalpinum	+
Senecio doronicum	+
Arabis ciliata	+
Carduus defloratus	+
Viola rupestris	+
Thymus praecox ssp. *polytrichus*	+
Gymnadenia conopsea	+
Campanula thyrsoides	+
Espèces de l'alliance du *Festucion variae* Br. Bl. 1926 (classe des *Caricetea curvulae* Br. Bl. 1948) (pelouses subalpines xerothermophiles acidophiles)	
Festuca paniculata	+
Potentilla grandiflora	+
Cerastium arvense ssp. strictum	+
Veronica fruticans	+
Compagnes	
Paradisea liliastrum	2
Briza media	1
Euphorbia cyparissias	1
Silene nutans	+
Lotus corniculatus	+
Plantago atrata	+
Poa alpina	+
Silene rupestris	+
Campanula scheuchzeri	+
Crocus albiflorus	+
Prunella grandiflora	+
Sedum anacampseros	+

[1] Les nombres (ou le signe +) en regard des noms d'espèces représentent les coefficients d'abondance-dominance.
The numbers (or symbol +) opposite the names of species correspond to the values of cover-abundance scale.

d'échantillonnage. Il existe une étude sur la composition floristique et l'écologie des pelouses supraforestières de cette région (GENSAC, 1979), mais cette étude a utilisé une méthode non classique inspirée d'un travail réalisé en Suisse sur des peuplements forestiers (ELLENBERG & KLÖTZLI, 1972). La comparaison de notre relevé avec les unités proposées par Gensac montre, dans le meilleur des cas, une faible adéquation (12 espèces communes sur 46) avec l'unité dénommée par l'auteur *Nardo - Trifolietum festucetosum rubrae* (alliance du *Nardion strictae* Br. Bl. 1926). En revanche, la comparaison avec l'association du *Potentillo aureae - Nardetum strictae* Br. Bl. 1949 décrite par RIVAS MARTINEZ & GEHU (1978) dans le Val d'Anniviers (Valais, Suisse) offre une bien meilleure concordance avec un cortège de 26 espèces communes sur 46.

Le diagnostic résultant de l'analyse du tableau conduit à caractériser une pelouse alpine mesophile, acidiphile, oligomesotrophe, soumise à un enneigement de longue durée, modérément pâturée.

Troisième exemple

Pelouse de moyenne Tarentaise (Savoie), altitude 1 950 m, substrat du flysch (TAB. III).

Le relevé a été effectué selon la méthode classique d'estimation visuelle de l'abondance-dominance des espèces. Aucune étude phytosociologique n'a, à notre connaissance, été réalisée dans ce secteur. Il faut donc se référer aux données de la bibliographie régionale (BRAUN BLANQUET 1954 ; MOLINIER & PONS 1955 ; PAIRAUDEAU 1966 ; PHILIPPE, 1982). Celles-ci nous apprennent que si cette pelouse paraît faiblement caractérisée au niveau de l'association (*Seslerio-Caricetum sempervirentis* Lüdi 1921 em. Br. Bl. 1926), bien que les deux espèces ayant servi à la dénommer soient présentes avec des abondances-dominances de 2 et 1, elle l'est indiscutablement au niveau de l'alliance (*Seslerion variae* Br. Bl. (1925) 1926) représentée ici par 7 espèces.

Le diagnostic issu de l'examen du tableau permet de caractériser une pelouse subalpine xerothermophile, à durée d'enneigement relativement faible, neutrophile à tendance légèrement acidophile, pâturée.

DISCUSSION

Cette méthode de diagnostic pose toutefois plusieurs questions dont certaines ont d'ailleurs fait l'objet de débats antérieurs.

Tout d'abord, l'élaboration des relevés repose sur le concept de communauté végétale floristiquement et écologiquement homogène ainsi que sur les conditions de sa reconnaissance et de sa délimitation sur le terrain. Cet aspect ayant été déjà largement débattu (GOUNOT, 1969 ; GUINOCHET, 1973 ; ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS, 1974 ; DE

Source : MNHN

FOUCAULT, 1986a; DIERSCHKE, 1994; DELPECH, 1996), nous n'y insisterons pas ici. Il est en outre évident que le diagnostic ne s'applique en toute rigueur que dans les limites territoriales de la communauté inventoriée. Celles-ci peuvent être très variables selon les situations, mais elles s'évaluent toujours à grande, voire très grande, échelle. Le diagnostic peut cependant être étendu à toutes les communautés présentant la même structure syntaxinomique que celle de la communauté de référence. Il serait d'ailleurs intéressant, d'un point de vue statistique, de tester la méthode pour de nombreuses communautés de même nature ayant fait l'objet d'une étude phytosociologique régionale. Un tel travail pourrait éventuellement faire l'objet d'une thèse ou d'un mémoire important. Dans cette optique, il convient toutefois de se rappeler qu'un groupement végétal ou une unité syntaxinomique d'un niveau quelconque représentent des catégories polythétiques relativement aux listes de taxons qui les définissent (GUINOCHET, 1973).

On peut aussi se poser la question de savoir si cette méthode apporte autant d'informations (au niveau stationnel) que celles fournies par d'autres disciplines de terrain telles que la géomorphologie ou/et la pédologie. Il est sûr que certaines catégories d'informations comme le régime hydrique, les conditions d'aération et l'état ionique du substrat peuvent être mieux caractérisées après un examen pédologique. Cependant d'autres catégories d'informations comme le rattachement à un étage bioclimatique, les conditions meso- et microclimatiques, le niveau trophique et surtout les effets de facteurs biotiques (incidence et fréquence des coupes, pression de pâturage...) sont révélées par le diagnostic phytosociologique. Il serait possible de fournir d'autres exemples à l'appui de cette affirmation. Cela confirme le caractère "intégrateur" du peuplement végétal à l'égard des conditions écologiques stationnelles

Se pose également le problème des affinités sociologiques des taxons. Certaines sont étroites : espèces caractéristiques des unités syntaxinomiques inférieures (associations, alliances). D'autres sont relativement larges : caractéristiques d'unités supérieures (ordres, classes), espèces compagnes pouvant se rencontrer dans plusieurs classes. À cet égard, il faut aussi tenir compte du polymorphisme de certains taxons qui implique leur identification précise, quand elle est possible sur le terrain sur la base de caractères morphologiques (ce qui n'est pas toujours le cas). Le problème de l'affinité sociologique des taxons a été notamment développé par BÉGUINOT (1992). Aussi nous avons vérifié, pour les trois relevés, selon la méthode préconisée par cet auteur, les fréquences "inférées" des espèces caractéristiques d'association (ou d'alliance). Ces fréquences s'établissent comme suit (valeur maximum 5) :

Tableau I : *Cirsium rivulare* 4, *Veratrum album* 4, *Ranunculus aconitifolius* 4, *Polygonum bistorta* 3, *Chaerophyllum hirsutum* 3, *Trollius europaeus* 3 ;

Tableau II : *Nardus stricta* 5, *Geum montanum* 5, *Hieracium lactucella* 4, *Botrychium lunaria* 3 ;

Tableau III : *Sesleria caerulea* 5, *Carex sempervirens* 5, *Anthyllis vulneraria* ssp. *alpestris* 5, *Scabiosa lucida* 5, *Euphrasia salisburgensis* 4, *Festuca quadriflora* 3.

5 = espèce présente dans 4/5 des relevés de l'association de référence.
4 = espèce présente dans 3/5 à 4/5 des relevés de l'association de référence.
3 = espèce présente dans 2/5 à 3/5 des relevés de l'association de référence.

Ces constatations confirment la bonne adéquation de nos relevés avec leurs associations (ou alliance) de rattachement.

CONCLUSIONS

Le diagnostic phytosociologique appliqué à des peuplements herbacés permet une appréciation indirecte de l'influence des principaux facteurs environnementaux sur la végétation. Il ne peut, bien sûr, apporter des informations très fines (concernant par exemple l'action précise de tel facteur climatique ou la teneur en certains cations échangeables du sol). Mais la méthode peut rendre des services pour caractériser rapidement les aptitudes et contraintes écologiques majeures au niveau stationnel. Elle présente en outre l'avantage d'être peu dispendieuse. En ce sens elle constitue une alternative au diagnostic phytoécologique basé sur les caractères écologiques des espèces d'un peuplement, considérées séparément (ELLENBERG *et al.*, 1992 ; DELPECH, 1993).

BIBLIOGRAPHIE

AESCHIMANN, D. & BURDET, H.M., 1994.– *Flore de la Suisse* (2e ed.). Ed. du Griffon, Neuchâtel : 603 p.

BEGUINOT, J., 1992.– Une méthode d'approche quantifiée du diagnostic phytosociologique. *Bull. Ecol.*, t. 23 (3-4) : 139-149.

BRAUN BLANQUET, J., 1954.– *La végétation alpine et nivale des Alpes françaises*. Comm. n° 125 SIGMA, Montpellier : 72 p.

BRAUN BLANQUET, J., 1964.– *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde* (3te Aufl.). Springer, Wien : 865 p.

DAGET, P. & POISSONET, J., 1971.– Une méthode d'analyse phytologique des prairies. *Ann. Agron.*, 22 (1) : 5-41.

DELPECH, R., 1982.– La végétation prairiale, reflet du milieu et des techniques. *Bull. techn. inform. Minist. Agric.*, 370-372 (Fertilité du milieu et agriculture) : 363-373.

DELPECH, R., 1985.– Une méthode de diagnostic utilisant la connaissance des affinités sociologiques des taxons. Application à des phytocénoses commensales des cultures. *Coll. phytosociologiques XII (Les végétations nitrophiles et anthropogènes)*, Bailleul 1983, J. Cramer, Berlin, Stuttgart : 401-408.

DELPECH, R., 1988.– Bioindicateurs végétaux et diagnostic phytoécologique pastoral. *Monografias del Instituto Pirenaico de Ecologia* (Jaca), n° 4 : 807-814.

DELPECH, R., 1989.– Utilisation des bioindicateurs végétaux pour

Source : MNHN

l'évaluation des prairies. *Proceed. 16th Internat. Grasslands Congr.* (Nice), A.F.P.F., Versailles : 1439-1440.

DELPECH, R. 1993.– Deux clés essentielles pour la gestion raisonnée des prairies permanentes : typologie des peuplements et bioindicateurs. *Fourrages*, 133 : 3-21.

DELPECH, R., 1996.– Vocabulaire de phytosociologie et de synécologie végétale (Introduction, 6). *La banque des mots* (Conseil International de la Langue Française, Paris), 51 : 49-87.

DELPECH, R. & GEHU, J.M., 1988.– Intérêt de la phytosociologie actuelle pour la typologie, l'évaluation et la gestion des écosystèmes. *4e Coll. de l'A.F.I.E. "La gestion des systèmes écologiques"* (Bordeaux) : 39-52.

DELPECH, R. & PHILIPPE, T., 1988.– Apport de la phytosociologie à la gestion écologique et conservatoire des communautés herbacées d'altitude de haut intérêt biologique. *Coll. phytosociologiques XV (Phytosociologie et conservation de la nature)*, Strasbourg 1987, J. Cramer, Berlin, Stuttgart : 487-507.

DIERSCHKE, H., 1994.– *Pflanzensoziologie*. UTB, E. Ulmer, Stuttgart, 683 p.

ELLENBERG, H. & KLÖTZLI, F., 1972.– Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. *Schw. Anstalt. für die Forst. Versuch.*, 48, 4 : 587-930.

ELLENBERG, H. & MUELLER -DOMBOIS, D., 1974.– *Aims and methods of vegetation ecology*. J. Wiley & S. : 547 p.

ELLENBERG, H., WEBER, H., DÜLL R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISZEN, D., 1992.– *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa* (*Scripta Geobotanica XVII*), E. Golze, Göttingen : 258 p.

FOUCAULT (DE) B., 1986 a.– *La phytosociologie sigmatiste : une morpho-physique*. (Lille) : 147 p.

FOUCAULT (DE) B., 1986 b.– Contribution à une étude systémique des prairies de l'Aubrac (Massif Central français). *Doc. phytos.*, NS X (I) (Camerino) : 255-305.

GENSAC, P., 1979.– Les pelouses supraforestières du massif de la Vanoise. Contribution à l'inventaire et à l'étude écologique des groupements végétaux du Parc National de la Vanoise. *Trav. scient. Parc Nat. Vanoise,* X : 111-243.

GODRON, M., POISSONET, J. & POISSONET, P., 1967.– *Méthodes d'étude des formations herbacées denses*. Doc. n° 35 CEPE - CNRS Montpellier : 28 p.

GOUNOT, M., 1969.– *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris : 314 p.

GRENIER, E., 1992.– *Flore d'Auvergne*. Sté linnéenne de Lyon : 655 p.

GUINOCHET, M., 1973.– *Phytosociologie*. Masson, Paris : 227 p.

GUINOCHET, M. & DE VILMORIN, R., 1973-1984.– *Flore de France*. 5 vol. CNRS, Paris : 1879 p.

JULVE, P., 1983.– *Les groupements de prairies humides et de bas marais : Etude régionale et essai de synthèse à l'échelle de l'Europe occidentale*. Thèse (Orsay) : 224 p.

JULVE, P., 1993.– Synopsis phytosociologique de la flore de France. *Lejeunia* (Liège), NS 140 : 1-160.

KERGUELEN, M., 1993.– *Index synonymique de la flore de France*. Coll. Patrimoines naturels, vol n° 8. Secrétariat de la Faune et de la Flore (Mus. Nat. Hist. Nat., Paris) : 196 p.

MOLINIER, R. & PONS, A., 1955.– Contribution à l'étude des groupements végétaux du Lautaret et du versant sud du Galibier. *Bull. Soc. scient. du Dauphiné*, 69 (5) : 19 p. + 10 tab.

OBERDORFER, E., 1994.– *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. (7te Aufl.). E. Ulmer, Stuttgart : 1050 p.

PAIRAUDEAU, C., 1966.– Contribution à l'étude des principales associations végétales de l'étage alpin dans la chaîne des Aravis (Haute-Savoie). *Ann. Sc. Forest.*, XXIII, fasc. 2 : 374-424.

PHILIPPE, T., 1982.– *Contribution à l'étude des pelouses subalpines cartusiennes*. Thèse (Grenoble) : 169 p., 1 carte.

RIVAS MARTINEZ, S. & GEHU, J.M., 1978.– Observations syntaxonomiques sur quelques végétations du Valais suisse. *Doc. phytos.* (J. Cramer, Vaduz), NS III : 371-423.

THEURILLAT, J.-P., AESCHIMANN, D., KUPFER, P. & SPICHIGER, R., 1995.– The higher vegetation units of the Alps. *Coll. phytos. XXIII (Large areas vegetation surveys)*, Bailleul 1994, J. Cramer, Berlin, Stuttgart : 189-239.

VRIES, (DE) D.M. & BOER, (DE) T.A., 1959.– Methods used in botanical grassland research in the Netherlands and their application. *Herbage Abstracts*, 29 (1) : 1-7.

WILMANNS, O., 1989.– *Ökologische Pflanzensoziologie (4 te Aufl.)*. UTB 269, Quelle u. Meyer, Heidelberg : 378 p.

Source : MNHN

Ecologie, t. 29 (1-2) 1998 : 73-76

À PROPOS DE QUELQUES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX ET SOLS SPÉCIFIQUES DANS LES DOLOMITES*

Brigitta ERSCHBAMER[1], Serenella NARDI[2] & Dino DIBONA[2]

[1]*Institut für Botanik, Sternwartestr. 15, A-6020 Innsbruck, Autriche (brigitta.erschbamer@uibk.ac.at)*
[2]*Università degli Studi di Padova, Dipartimento di Biotecnologie Agrarie,*
Via Gradenigo 6, I - 35131 Padova, Italie.

SUMMARY
(original scientific paper)

SOME SPECIFIC PLANT COMMUNITIES AND SOILS IN THE DOLOMITES
The western Dolomites (Italy) are characterized by a high diversity of plant communties. On a small area different rock types are present: dolomite, non-dolomitic limestones and volcanic rocks. On sites where volcancic intrusions could be found within the non-dolomitic limestones Carex curvula *subsp.* rosae *has developed. This species is mainly distributed within the Western Alps and in the Pyrenees; within the Eastern Alps and the Dolomites it occupies only restricted areas on non-dolomitic sites. On acidified soils an overlap of the distribution areas of* Carex curvula *subsp.* rosae *and* Carex curvula *subsp.* curvula *can be observed. The occurrence of these two species is strictly determined by the soils and their ionic status.* Carex curvula *subsp.* rosae *could be found on soils with a high Ca/Mg ratio whereas* Carex curvula *subsp.* curvula *occurs only on soils with a low Ca content and a low Ca/Mg ratio.*

KEY WORDS: *Carex curvula* - *Carex rosae* - Ionic status - Leptosol - Substrate-dependency.

RÉSUMÉ
(travail original)

Les Dolomites occidentales (Italie) se distinguent par la diversité exceptionnelle de leurs groupements végétaux. Sur ce territoire limité, il existe en effet un enchevêtrement de roches très diverses : dolomie, calcaires non dolomitisés et vulcanites. Sur les vulcanites recoupant des calcaires non dolomitisés, on rencontre Carex curvula subsp. rosae, *espèce répartie principalement dans les Alpes occidentales et les Pyrénées. Sur les sols plus acidifiés de l'aire de répartition de* Carex curvula subsp. rosae, *on observe des chevauchements d'aire entre* Carex curvula subsp. rosae *et* Carex curvula subsp. curvula. *La présence respective de* Carex curvula subsp. rosae *et* Carex curvula subsp. curvula *est conditionnée principalement par les sols et leur teneur en ions. Lorsque le rapport Ca/Mg est élevé, c'est* Carex curvula subsp. rosae *qui s'installe, alors que* Carex curvula subsp. curvula *colonise exclusivement des sols à faible teneur en ions Ca et faible rapport Ca/Mg.*

MOTS CLÉS : *Carex curvula* - *Carex rosae* - Teneur en ions - Leptosol - Rôle du substrat.

INTRODUCTION

Les Dolomites occidentales (Italie) se distinguent par la diversité exceptionnelle de leurs groupements végétaux. Sur ce territoire limité, il existe en effet un enchevêtrement de roches très diverses : dolomie, calcaires non dolomitisés et vulcanites. Sur les vulcanites (augitporphyrites) recoupant des calcaires non dolomitisés, on y rencontre *Carex curvula subsp. rosae* (= *Carex rosae*), espèce répartie principalement dans les Alpes occidentales et les Pyrénées (GILOMEN 1938, MEUSEL et al. 1965). Sa présence entre 2400 et 2600 m d'altitude est étroitement liée à celle de roches calcaires de type Latemar ou Marmolada, alors qu'elle est absente de la dolomie pure (ERSCHBAMER 1992). ALBRECHT (1969) a qualifié ce taxon d'espèce pionnière présente dans des pelouses initiales, sur des sols riches en éléments fins. Mais on la trouve aussi sous forme de pelouses fermées, plus évoluées (ERSCHBAMER 1992). Sur les sols plus acidifiés de l'aire de répartition de *Carex rosae*, on observe des chevauchements d'aire entre *Carex rosae* et *Carex curvula* subsp. *curvula* (= *Carex curvula*). Alors que les espèces caractéristiques du *Caricetum curvulae* sont majoritairement absentes, certaines espèces des pelouses calcicoles y sont représentées.

* Manuscrit reçu le 30 juillet 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 1er août 1997.

Source : MNHN

La présente étude avait pour but de délimiter les associations à *Carex rosae* et à *Carex curvula* et d'en donner la description synécologique tout en procédant à l'analyse et la caractérisation édaphologiques des aires concernées.

TERRITOIRE D'ÉTUDE

Situé dans les Dolomites occidentales (Italie), le territoire étudié comprend les massifs suivants : Latemar, Vallaccia, Passo Le Selle, Forcella Pasche, Passo Ombrettola et Catinaccio. Du massif du Catinaccio, formé essentiellement de dolomie, *Carex rosae* est absent. Les autres massifs sont constitués de calcaire de type Latemar ou Marmolada, entrecoupé de vulcanites (VARDABASSO 1930).

MÉTHODES

Les relevés floristiques ont été exécutés selon le système de BRAUN-BLANQUET (1964) et de REICHELT & WILMANNS (1973). La nomenclature des espèces se réfère à ADLER et al. (1994). La classification des sols a suivi celle de la FAO-UNESCO (1990). L'analyse chimique des échantillons de sols a été effectuée par T. PEER de l'Institut de Botanique de l'Université de Salzbourg (Autriche), selon la méthode dite "Austauschbare Kationen im Bariumchlorid-Extrakt" (BLUM *et al.,* 1986). Prélevés à une profondeur de 10 cm, les échantillons ont été séchés à l'air et tamisés à 2 mm. 5 g des échantillons ont été préparés avec 100 ml d'une solution à 0,1 M de $BaCl_2$, abandonnés pendant la nuit, secoués le lendemain pendant 2 heures et filtrés. Les éléments Ca, Mg, K et Al ont été dosés par spectrophométrie d'absorption atomique.

RÉSULTATS

L'association à *Carex rosae* dans les Dolomites a été décrite comme *Elyno-Caricetum rosae Erschbamer* 1992. La composition floristique caractéristique comprend *Astragalus australis, Carex rupestris, Carex sempervirens, Festuca pumila, Kobresia myosuroides, Leontopodium alpinum, Oxytropis jacquinii, Primula halleri, Sesleria albicans*. Les groupements observés vont des pelouses claires (< 75 % de taux de recouvrement total) et pauvres en espèces (31 à 32 espèces sur 25 m^2) jusqu'aux pelouses fermées, "plus évoluées" (> 95 % de taux de recouvrement) et plus riches en espèces (40 à 54 espèces sur 25 m^2). Les pelouses évoluées ont été classées comme *Elyno-Caricetum rosae festucetosum noricae*, les pelouses initiales formant la sous-association *typicum* (TAB. I).

Les associations à *Carex curvula* n'existent que dans des zones limitées sur des sols fortement acidifiés à substrat volcanique. Les espèces caractéristiques du *Caricetum curvulae* sont majoritairement absentes et remplacées par des espèces de pelouse calcicole comme *Carex firma, Dryas octopetala, Festuca pumila, Sesleria albicans*. Cette formation a été décrite comme *Caricetum curvulae seslerietosum variae* ERSCHBAMER 1992.

Les sols peuvent être qualifiés de leptosols. Au niveau des pelouses initiales à *Carex rosae*, il s'agit de calcaric mollic leptosols avec un pH compris entre 7,0 et 6,7. Les sols des pelouses fermées à *Carex rosae*, constitués sur roche volcanique, avec un pH compris entre 5,0 et 6,5, ont été classés, ainsi que les sols des pelouses à *Carex curvula*, comme eutric mollic leptosols. Toutefois, les sols à *Carex curvula*, qui présentent un pH de 4,7, se situent nettement en milieu acide.

	ELYNO-CARICETUM ROSAE		*CARICETUM CURVULAE*
	festucetosum noricae	*typicum*	*seslerietosum variae*
Carex rosae	V	V	.
Oxytropis jacquinii	IV	IV	.
Aster alpinus	V	II	.
Astragalus australis	II	II	.
Carex rupestris	II	III	.
Carex capillaris	II	I	.
Leontopodium alpinum	II	I	.
Primula halleri	III	.	.
Carex curvula	.	.	V
Homogyne alpina	.	.	V
Salix herbacea	.	.	III
Dryas octopetala	.	II	II
Salix retusa	I	III	V
Festuca norica	IV	II	I
Helianthemum alpestre	IV	IV	II
Kobresia myosuroides	V	V	II
Sesleria varia	V	V	V
Carex sempervirens	V	III	IV

TABLEAU I.– Espèces dominantes/différentielles des associations à *Carex rosae* et à *Carex curvula* (*Elyno-Caricetum rosae festucetosum noricae et typicum, Caricetum curvulae seslerietosum variae*).

Dominant/differential species of the Carex rosae *community and the* Carex curvula *community (*Elyno-Caricetum rosae festucetosum noricae *et* typicum, Caricetum curvulae seslerietosum variae*).*

Source : MNHN

A - horizon	ELYNO-CARICETUM ROSAE typicum	ELYNO-CARICETUM ROSAE festucetosum noricae	CARICETUM CURVULAE seslerietosum variae
Sable (%)	73	82	68
Limon (%)	10	8	20
Argile (%)	8	10	12
pH	6,7-7,0	5,0-6,5	4,7
Matière organique (%)	9.1	26,3	40,8
C/N	10.3	11,3	11.5
P ass (ppm)	23	38	98
Ca (mg .100g^{-1} sol)	654	730	154
Mg	20,3	28,4	11,3
K	2,2	6,8	7,7
Al	0	0	24,4

TABLEAU II.– Résultats des analyses physico-chimiques des sols colonisés par *l'Elyno-Caricetum rosae* et le *Caricetum curvulae seslerietosum variae.*

Results of the physical and chemical analyses of the soils of the Elyno-Caricetum rosae *and the* Caricetum curvulae seslerietosum variae.

Le tableau II donne la synthèse des analyses physico-chimiques des sols. Plus mûrs, les sols à *Carex curvula* se caractérisent par une texture plus homogène, une teneur élevée en matière organique et un bon rapport C/N. Moins évolués, les sols à *Carex rosae* présentent une teneur plus élevée en sable. Si la matière organique de ces sols se minéralise facilement, les substances nutritives sont aussi plus fortement exposées au lessivage.

Des différences significatives entre les sols à *Carex rosae* et ceux à *Carex curvula* ont été mises en évidence pour leur teneur en ions. Lorsque le rapport Ca/Mg est élevé, c'est *Carex rosae* qui s'installe, alors que *Carex curvula* colonise exclusivement des sols à faible teneur en ions Ca et faible rapport Ca/Mg.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'*Elyno-Caricetum rosae* est valable selon ERSCHBAMER (1992) pour l'ensemble de l'Arc alpin. Les groupements décrits par GENSAC (1977, 1979) pour le Parc National de la Vanoise rentrent eux aussi dans cette association.

La présence respective de *Carex rosae* et *Carex curvula* est conditionnée principalement par la chimie des sols. Pour *Carex rosae*, on a constaté une amplitude physiologique nettement plus étroite que pour *Carex curvula* (ERSCHBAMER 1991, 1992). D'après STEELE (1955, in KINZEL 1982) l'espèce peut être rangée parmi les "exacting calcicoles", ce qui la rend sensible au Mg. Selon COOPER & ETHERINGTON (1974), le rapport Ca/Mg serait responsable de l'absence d'espèces calcicoles de la roche dolomitique.

D'après WALLOSSEK & LÜPKE (1993), *Carex rosae* pourrait aussi être sensible à l'approvisionnement des sols en manganèse, hypothèse insuffisamment confirmée à l'heure actuelle.

Pour pouvoir éclaircir la répartition des deux taxons de *Carex curvula*, les analyses des roches et des sols devraient être poursuivies.

BIBLIOGRAPHIE

ADLER, W., OSWALD, K. & FISCHER, R., 1994.– Exkursionsflora von Österreich. Verlag Ulmer, Stuttgart, Wien. 1 180 p.

ALBRECHT, A., 1969.– Soziologische und ökologische Untersuchungen alpiner Rasengesellschaften insbesondere an Standorten auf Kalk-Silikat-Gesteinen. *Diss. Bot.,* 5 : 91 p.

BLUM, W. E. H., DANNEBERG, O. H., GLATZEL, G., GRALL, H., KILIAN, W., MUTSCH, F. & STÖHR, D., 1986.– *Waldbodenuntersuchung*. Mitt. Bodenkundl. Gesell. Wien, 31 : 59 p.

BRAUN-BLANQUET, J., 1964.– Pflanzensoziologie. Springer Verlag, Wien, New York : 865 p.

COOPER, A. & ETHERINGTON, J. R., 1974.– The vegetation on carboniferous limestone soils in South Wales. I. Dolomitization, soil magnesium status and plant growth. *J. Ecol.*, 62 : 179-190.

ERSCHBAMER, B., 1991.– Das Ionenmilieu im durchwurzelten Oberboden und seine Auswirkungen auf die Verbreitung der beiden *Carex curvula-Unterarten, Carex curvula* ssp. *curvula* und *Carex curvula* ssp. rosae, in den Dolomiten, Italien. *Flora*, 185 : 345-355.

ERSCHBAMER, B., 1992.– Zwei neue Gesellschaften mit Krummseggen (*Carex curvula* ssp. *rosae, Carex curvula* ssp. *curvula. Phytocoenologia*, 24 : 579-596.

GENSAC, P. 1977.– Les groupements végétaux à Carex curvula All. dans le Massif de la Vanoise. *Trav. Sci. Parc Nat. Vanoise*, 8 : 67-94.

GENSAC, P., 1979.– Les pelouses supraforestières du Massif de la Vanoise. Contribution à l'inventaire et à l'étude écologique des groupements végétaux du Parc National de la Vanoise. *Trav. Sci. Parc Nat. Vanoise,* 10 : 111-243.

GILOMEN, H., 1938.– Carex curvula All. ssp. nov. rosae Gilom. *Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel für das Jahr 1937, Zürich* : 77-104.

FAO-UNESCO, 1990.– Soil map of the world. Revised Legend. *World Soil Resource Report* 60, Rome : 119 p.

KINZEL, H., 1982.– Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Ulmer Verlag, Stuttgart : 534 p.

MEUSEL, H., JÄGER, E. & WEINERT, E., 1965.– Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Fischer Verlag, Jena.

REICHELT, G. & WILMANNS, O., 1973.– Vegetationsgeographie. Praktische Arbeitsweisen. Braunschweig : 212 p.

Source : MNHN

VARDABASSO, S., 1930.– *Carta geologica del territorio eruttivo di Predazzo e Monzoni nelle Dolomiti di Fiemme e Fassa.* 1 : 25000[e]. Padova.

WALLOSSEK, Ch. & LÜPKE, M., 1993.– Verbreitung, Ökologie und Gesellschaftsanschluß der Kalk-Krummsegge (*Carex curvula ssp. rosae* Gilom.) in den Dolomiten. *Verh. Ges. Ökol.*, 22 : 307-312.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 77-82

EFFETS DE L'ORGANISATION PORALE DES ROCHES SUR L'ÉVOLUTION DES SOLS : EXEMPLES JURASSIENS*

Michèle GAIFFE

en hommage à Sylvain Bruckert

Université de Franche-Comté
Place Leclerc, F-25030 Besançon Cedex.

SUMMARY
(original scientific paper)

PHYSICAL PROPERTIES OF ROCKS AND EVOLUTION OF SOILS IN JURA.
The substratum of the soils is either a porous system or a water-repellant level. In the first case, it is drained by fractures and by an active succion induced through the fine porosity. In the second case, the rock prevents the vertical infiltration of the water and a water-table is establishing. This water generally flows out by lateral movement.
The dynamic of these flow seems to be the controlling factor of pedogenesis. We compare in this topic soils being submitted to identical conditions of climate, topographic position, constitutive materials, age and past events but lying on rocks with different porosities. It appears that the pedogenetic processes are not derivating one from the others but are directly organized according to the breaking system of bed rocks.

KEY WORDS: Pedogenesis - Limestone - Rock breaking - Rock porosity - Jura - Soils evolution - Soil-rock system.

RÉSUMÉ
(travail original)

La roche sous-jacente aux sols constitue, selon les cas, un milieu poreux ou non. Dans le premier cas, elle peut présenter un réseau d'ouvertures majeures (effet-drain) et une porosité fine (microporosité capillaire). Dans le second cas, elle s'oppose à l'infiltration verticale de l'eau et impose l'installation d'une nappe temporaire et/ou l'évacuation latérale. La dynamique des flux ainsi induits apparaît comme l'élément directeur du développement des sols. En situations comparables (climat, position topographique, matériau, histoire, âge), les pédogenèses sur des substrats de porosités différentes suivent d'emblée des voies divergentes, en conformité avec le système poral des roches.

MOTS CLÉS : Pédogenèse - Roches calcaires - Fracturation des roches - Porosité - Jura - Évolution des sols - Systèmes sol-roche.

INTRODUCTION

En hommage à notre regretté collègue Sylvain BRUCKERT († 1993), cet article résume l'essentiel des travaux menés sous sa direction au laboratoire de Pédologie de l'Université de Franche-Comté. De l'étude des milieux jurassiens, karstiques ou non, se dégage une vision fonctionnelle d'ensemble, selon laquelle les sols sont les éléments d'un système non dissociable, le système sol-roche, dans lequel le sol et son substrat sont - et demeurent - interdépendants par leur réseau poral.

Ce concept de "système de subsurface" (BRUCKERT & GAIFFE, 1990) oppose les pédogenèses sur roches fissurées où prédominent les flux hydriques verticaux à celles des substrats étanches où l'interruption du réseau poral privilégie les flux latéraux.

Pour cette démonstration, le Jura est un véritable cas d'école, avec ses paysages tabulaires faillés dans lesquels un "damier tectonique" complexe juxtapose les compartiments calcaires et marneux. La relative jeunesse de ses sols et l'abondance des précipitations de type océanique constituent d'autres facteurs favorables aux études de pédogenèse.

* Manuscrit reçu le 14 février 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 6 octobre 1997.

Source : MNHN

SYSTÈME PORAL DES ROCHES ET RÉPONSE DES SOLS

Les calcaires durs présentent généralement des ouvertures majeures qui constituent des voies préférentielles de circulation des eaux libres (ou très faiblement liées), c'est l'effet-drain. Ces ouvertures, d'ordre millimétrique à centimétrique, constituent un réseau dont la densité est fonction de la nature du dépôt sédimentaire (taux de résidu insoluble) et des événements auxquels il a été soumis : galeries d'animaux fournisseurs, joints stylolithiques, cassures consécutives aux contraintes tectoniques (GAIFFE, 1987 ; GAIFFE & BRUCKERT, 1991 ; BLONDÉ, 1989). La conductivité hydraulique mesurée en conditions saturées varie entre 1.10^{-4} et 3.10^{-5} m. s^{-1} (GAIFFE & BRUCKERT, 1991).

De plus, certains calcaires doivent, soit à leur structure, soit à la présence d'une couche d'altération poudreuse à l'interface avec le sol, de posséder une **microporosité** (BRUCKERT & GAIFFE, 1993) capable d'induire, après ressuyage, des forces de succion qui attirent l'eau capillaire du sol vers la roche (FIG. 1).

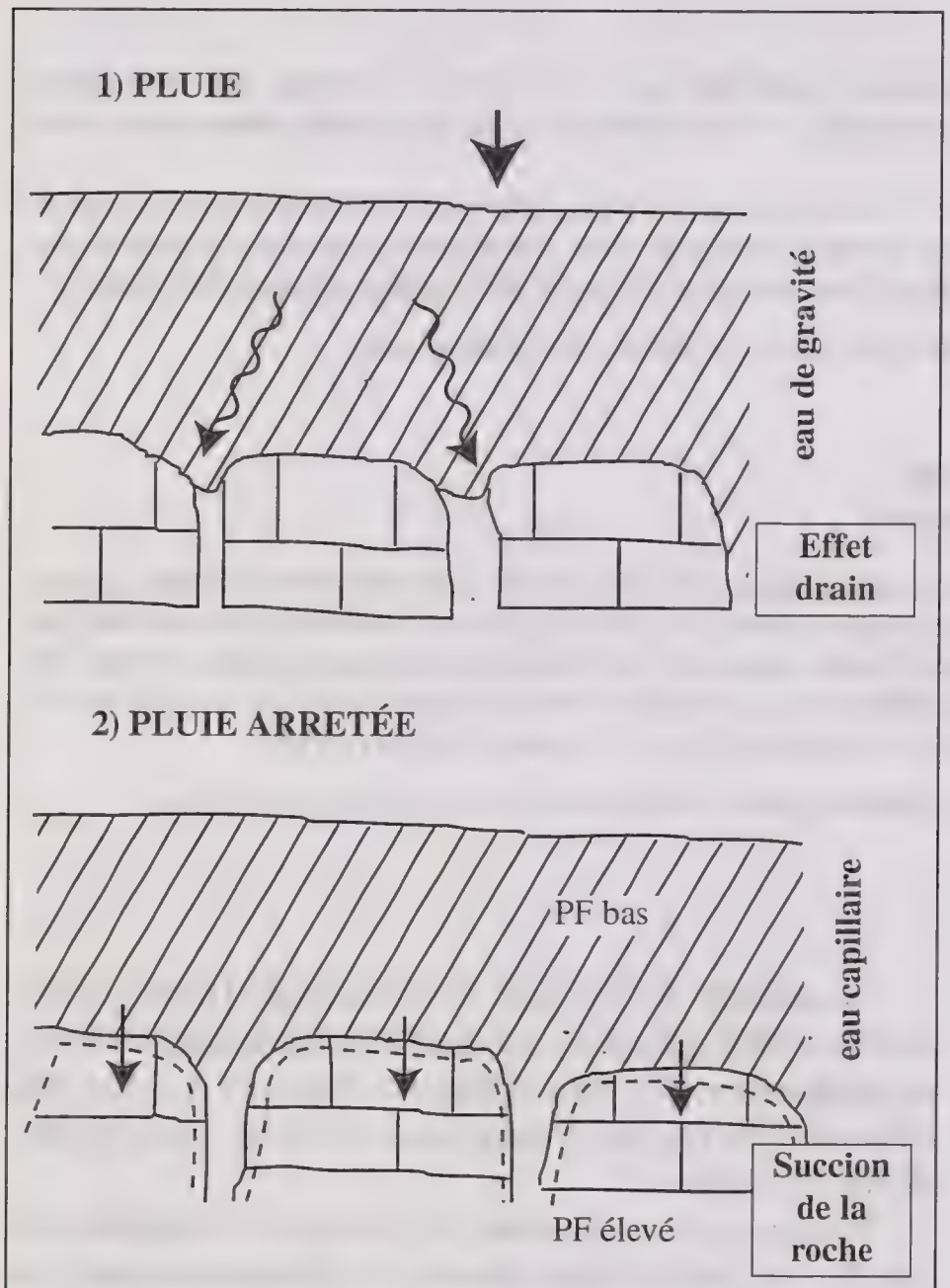


FIG. 1.– Ouvertures majeures évacuant l'eau de gravité (effet-drain) et porosité fine attirant l'eau capillaire (succion).

Coarse porosity which drains the gravity water flow and fine porosity which draws the capillary water by succion effect.

Les sols présentent également des ouvertures majeures et une porosité fine, mais ces réseaux sont en perpétuel renouvellement et sous la dépendance des précédents. En effet, ils dépendent de la position des points d'assèchement, qui déterminent les alternances d'humectation-dessiccation structurant le matériau. Si la roche n'est ni fracturée ni poreuse, la dessiccation part de la surface et crée une fissuration en coin, une porosité en colonnes voire en glosses. Si la dessiccation peut se faire à la fois par la surface et par l'interface sol-roche, il se crée une structuration en unités moyennes à fines, favorable en retour à l'activité biologique qui complète alors ce réseau.

Cet effet du système poral des roches sur l'organisation des sols se manifeste dans une large gamme de processus pédogénétiques. Nous en évoquerons trois.

EXEMPLES DE RELATIONS SOLS-SUBSTRATS

Perméabilité du substrat, lessivage et hydromorphie

Sur des altérites identiques recouvrant les plateaux faillés de Haute-Saône, la comparaison de deux types de sols très différents (BRUCKERT, 1986), bruns lessivés ou pseudogleys, montre que les processus d'hydromorphie ne peuvent en aucune façon être consécutifs au lessivage des argiles, la différenciation texturale des sols lessivés étant beaucoup plus marquée que celle des pseudogleys (BRUCKERT & BEKKARY, 1992).

L'horizon argilique Bt des premiers, comportant jusqu'à 80 % d'argile, se constitue sous l'effet des flux verticaux (périodes de drainage) favorisés par le substrat fissuré (FIG. 2). En période de ressuyage-dessiccation, la porosité fissurale se rétablit rapidement, provoquant cassures et brassages des argilanes, dont la plus grande partie apparaît de ce fait intégrée dans la matrice (BEKKARY, 1992).

Les pseudogleys, cantonnés aux compartiments marneux du "damier tectonique", subissent un dessèchement "par le haut" qui différencie une zone superficielle bien structurée en été et une couche profonde à structure jointive et porosité fissurale très étroite. L'air qui occupe cette porosité fine fait obstacle à l'infiltration (BRUCKERT, 1988), ce qui engendre une nappe temporaire (FIG. 3), dont l'évacuation latérale appauvrit sélectivement en argiles les horizons de surface (BRUCKERT, 1989).

Ainsi, les deux types de fonctionnements divergents apparaissent juxtaposés et sous la seule dépendance de la fissuration du substrat (BRUCKERT, 1989).

Porosité des roches et rubéfaction

La rubéfaction, ou déshydratation de la ferrihydrite en hématite (SCHWERTMANN, 1988) caractérise les climats chauds et secs (KÄMPF & SCHWERTMANN, 1982). Dans le Jura, où le climat régional est, *a priori*, très défavorable, des sols ou horizons rouges s'observent en deux situations bien différentes.

Source : MNHN

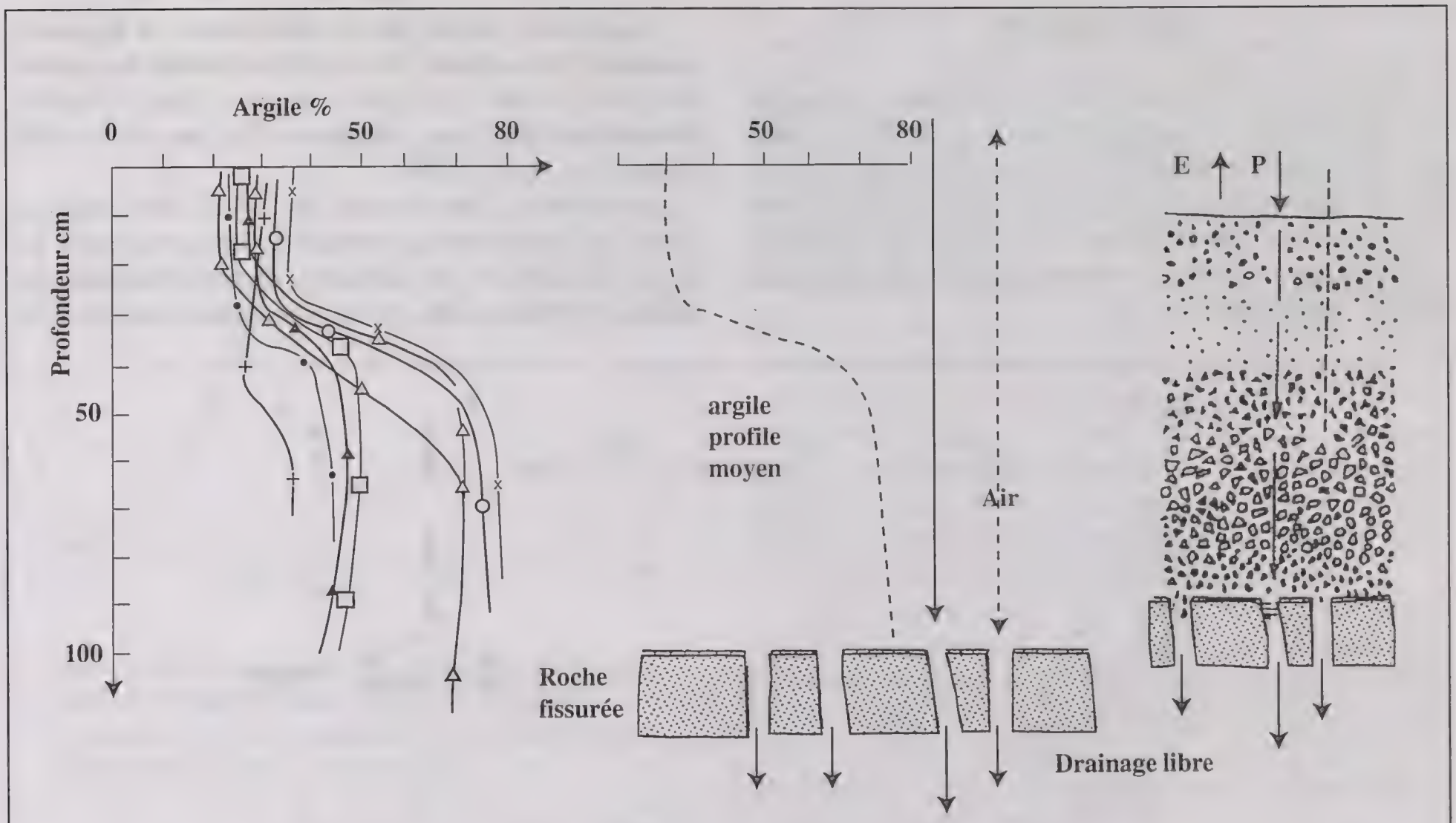


FIG. 2.– Sols lessivés de placages limono-argileux sur roche fissurée. Profils d'argile de 8 pédons, profil moyen, échappement de l'air et infiltration de l'eau. P = pluviométrie, E = évaporation.

Leached soils developped in clay-loamy material, lying on a breaked rock. Clay profiles of 8 pedons, average clay profile, air escape and water infiltration. P = pluviometry, E = evaporation, A = air.

Sur le Premier Plateau (500-700 m), certains sols présentent un horizon Bt_2 rubéfié, contrastant avec la partie supérieure jaunâtre du profil, phénomène longtemps interprété comme le signe de pédogenèses polyphasées complexe.

Or, la granulométrie des particules non mobiles (FIG. 4) est souvent rigoureusement identique dans tout le profil. Il semble bien que l'effet de succion de la roche crée des conditions pédoclimatiques suffisamment contrastées pour induire une rubéfaction au contact avec la roche (BEKKARY, 1992).

Sur le Deuxième Plateau (700 - 900 m), en climat montagnard humide (P = 1 700 mm; t° = 6 °C), la rubéfaction de sols jeunes post-würmiens, (BRESSON, 1974; JOUAFFRE *et al.*, 1991) apparaît liée à l'intense fracturation du substrat qui entraîne des alternances très brutales d'humectation-dessiccation, suffisantes pour transformer une partie de la goethite en hématite. Ces contrastes pédoclimatiques plus marqués dans la zone de plus fort enracinement prairial, induisent la succession, inhabituelle, d'un B_1 rouge sur un B_2 jaune (JOUAFFRE, 1989; JOUAFFRE *et al.*, 1991).

Flux hydriques et humification

Sur les plateaux jurassiens, la répartition des sols superficiels, soit très humifères ($15 < M0 < 40$ %), soit brunifiés ($8 < M0 < 15$ %), est clairement lithodépendante (BLONDÉ, 1989; GAIFFE, 1987) : les premiers sur calcaires très purs, concassés et finement poreux, les seconds sur calcaires moins purs (5 % d'insoluble), moins diaclasés et moins poreux. Les travaux du laboratoire de Besançon ont démontré, notamment par des mesures tensiométriques, (BLONDÉ *et al.*, 1986; BLONDÉ, 1989; BRUCKERT & GAIFFE, 1993) que les divergences étaient d'abord d'ordre hydrodynamique (FIG. 5).

À la saturation des profils en période de pluie succèdent des épisodes de dessèchement qui affectent préférentiellement l'interface sol-roche sur les calcaires concassés et l'interface sol-atmosphère sur les calcaires plus massifs. Les flux descendants dans le premier cas et ascendants dans le second entraînent des dynamiques différentes de l'ion calcium (BRUCKERT *et al.*, 1986) impliqué dans la stabilisation des précurseurs humiques. Ainsi dans un même contexte climatique et topographique, n'y a t-il aucune filiation génétique entre ces sols juxtaposés dont les caractères relèvent uniquement du réseau poral du substrat.

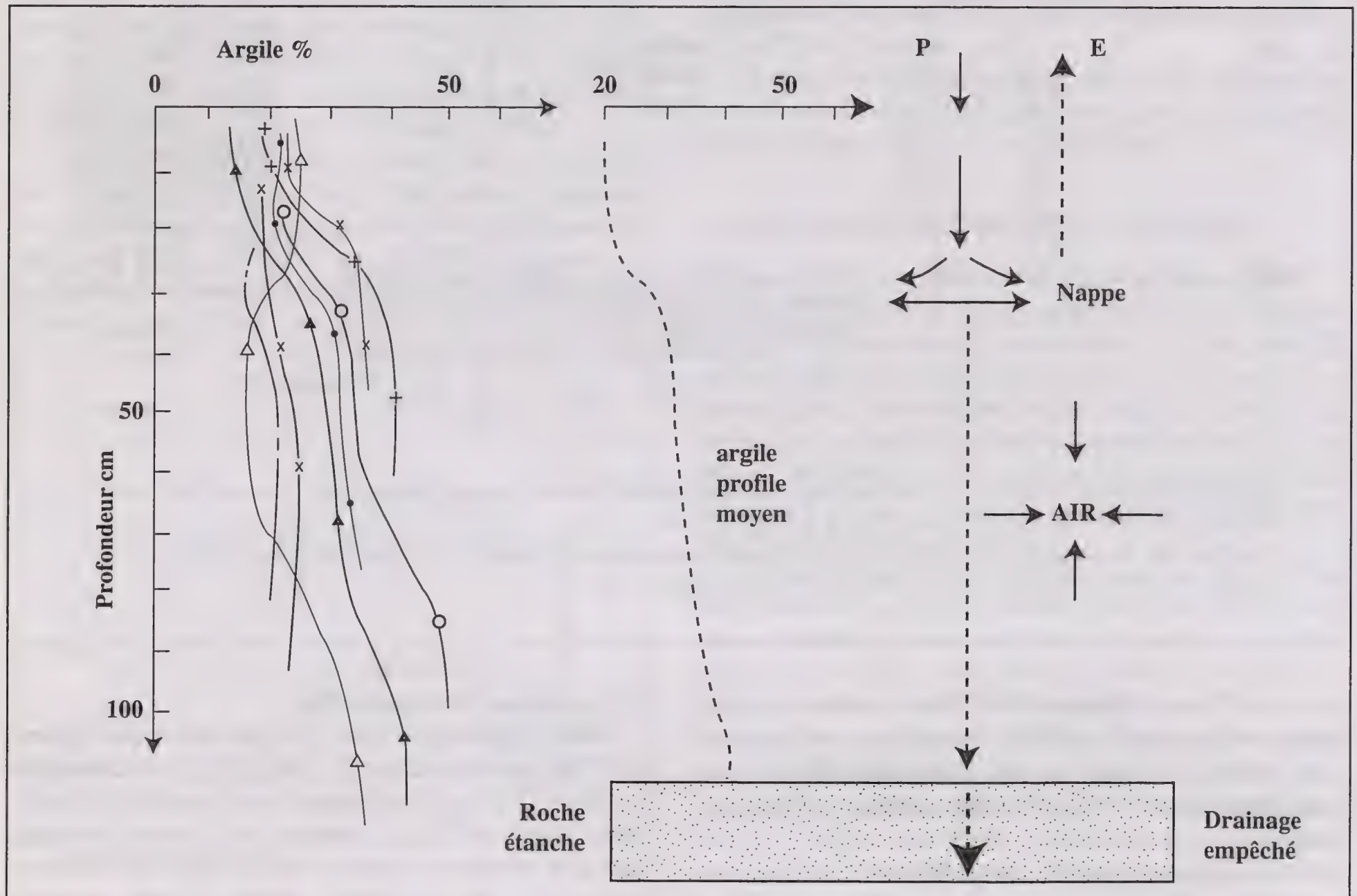
Source : MNHN

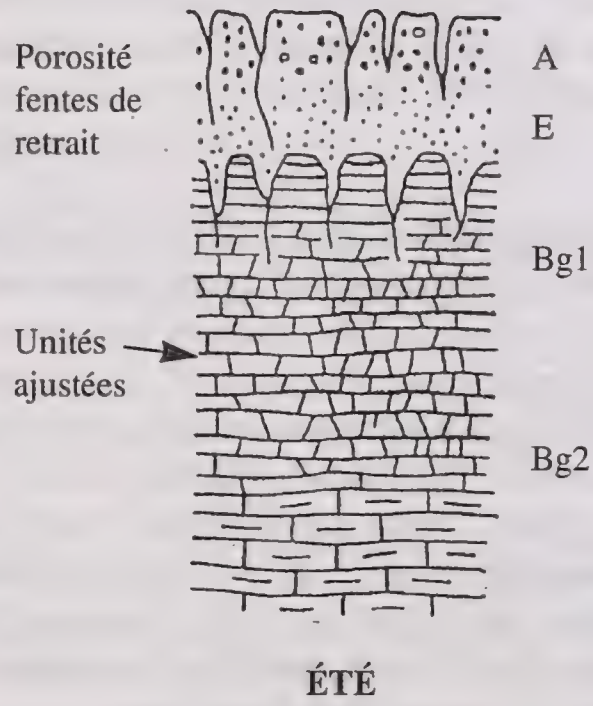
CONCLUSIONS

Dans la zone des climats tempérés humides, les processus pédogénétiques sont généralement présentés en fonction de la durée et du degré "d'évolution" du sol, c'est-à-dire en fonction du niveau d'altération des minéraux et de la différenciation concomitante des profils. De là prévaut l'idée implicite d'une évolution linéaire, entraînant une filiation temporelle entre sols.

Cependant, l'action des facteurs locaux est également reconnue (DUCHAUFOUR, 1966, 1995) et le rôle du système poral des roches souligné tant en milieu cristallin (CABIDOCHE, 1979) que carbonatés (CALLOT, 1977, 1981; SOUMET-DELAIGUE, 1976).

La présence, dans le Jura, de roches carbonatées de dureté, de fissuration et de porosité variées, juxtaposées par un jeu de failles en damier serré, permet d'attribuer aux caractères physiques des roches sous-jacentes un rôle direc-





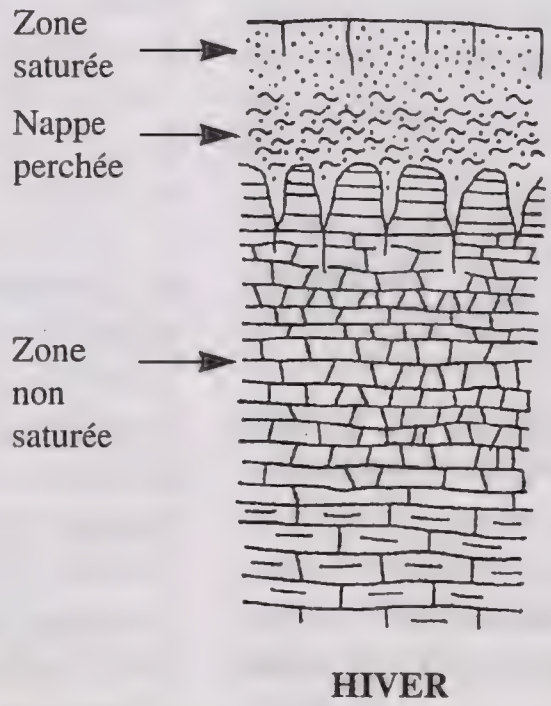


FIG. 3.– Pseudogleys de placages limono-argileux sur roche étanche. Profils d'argile de 8 pédons, profil moyen, circulation de l'eau et de l'air. Comportement des profils en été et en hiver. P = pluviométrie, E = évaporation.

Pseudogleys developped in a clay-loamy material lying on a low-permeability rock. Clay profiles of 8 pedons, average profile, water and air flows. Summer and winter functionning. P = pluviometry, E = evaporation.

Source : MNHN

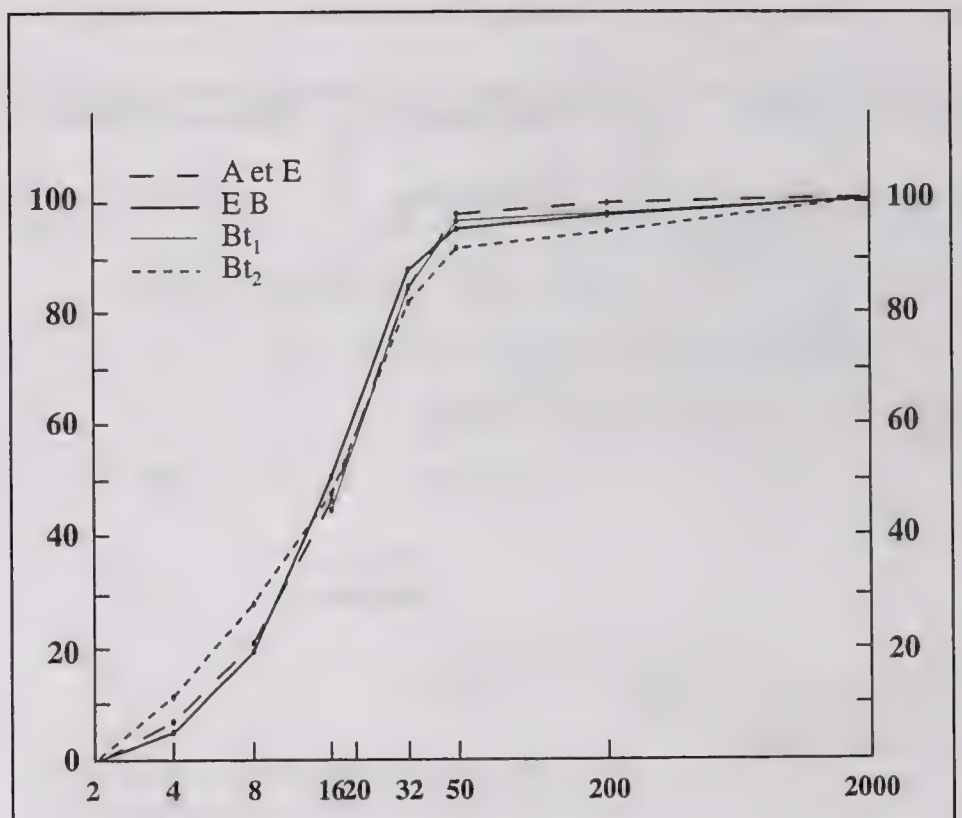


FIG. 4.– Courbes cumulatives des limons et des sables dans un sol brun lessivé de plateau à Bt_1 jaune et Bt_2 rouge.

Cumulative curves of silt and sand in a brown leached soil with a yellow Bt_1 and a red Bt_2 horizon.

teur majeur dans la pédogenèse. En comparant des sols situés en position dominante et plane, développés sous le même climat, dans des matériaux identiques et durant le même laps de temps, il apparaît clairement que la continuité conceptuelle des processus pédogénétiques n'implique pas qu'ils se succèdent au même endroit, les conditions de départ imposées par la roche limitant le devenir du sol entre des bornes très précises.

Cette démarche ne fait qu'aboutir à des conclusions déjà développées en biologie. Ainsi RICHARD (1961) définissait en phytosociologie un "essaim de climax", dans lequel il limitait la série évolutive "aux groupements qui se succèdent dans le temps sur une même roche-mère". De même, en botanique, EMBERGER (1960) écrivait les "lignées sont devenues des arbres à la ramure complexe" et précisait : "seules les structures appartenant à un même phylum peuvent être comparées entre elles du point de vue de leur degré d'évolution".

Dans la même perspective, nous proposons un exemple partiel d'arborescence (FIG. 6), fondé sur une hiérarchisation des facteurs de pédogenèse, qui privilégie le niveau poral des roches et définit ensuite une "fourchette d'évolution possible", assimilable à un phylum. Dans chaque phylum, les sols subissent au cours du temps des changements (approfondissement, transferts, pertes…) que nous réunissons sous le

FIG. 5.– Etats hydriques comparés d'un sol humifère et d'un sol brun, entre mars et août 1987. Sols saturés après les épisodes pluvieux (**1, 2, 3, 4, 5, 7**) ; comportements inversés pendant la dessiccation (**6, 8, 9**) qui est plus forte en profondeur dans le sol humifère et en surface dans le sol brun.

*Comparison of hydric state between a humic soil and a brown soil, from March to August 1987. Saturation following rainy periods (**1, 2, 3, 4, 5, 7**), reverse functioning during dry periods (**6, 8, 9**) with underlying dessication in the first case and surface dessication in the second one.*

Source : MNHN

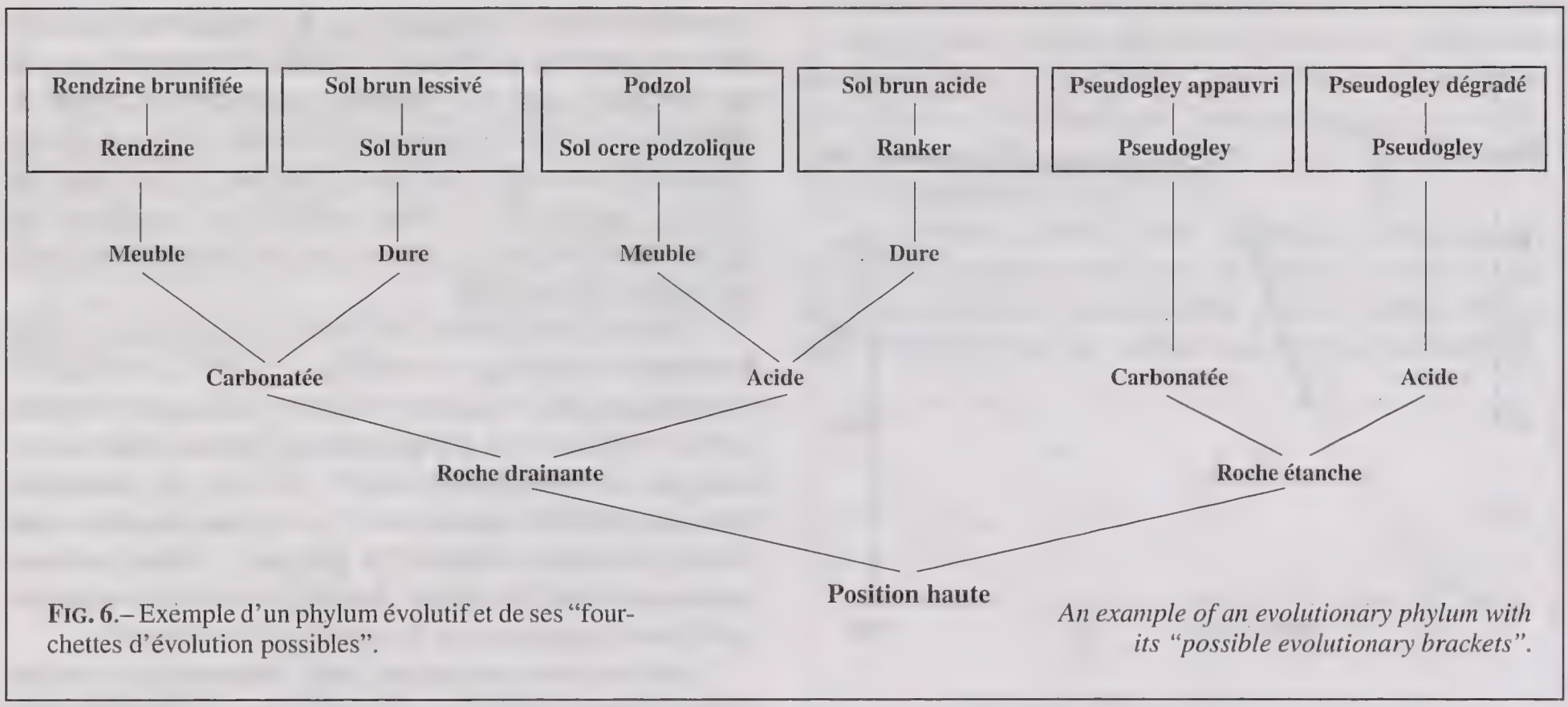


FIG. 6.– Exemple d'un phylum évolutif et de ses "fourchettes d'évolution possibles".

An example of an evolutionary phylum with its "possible evolutionary brackets".

terme de "**vieillissement**" du sol plutôt que sous celui d'évolution, qui s'applique mal aux fonctionnements parallèles induits par le sens et la vitesse des flux hydriques et des transferts associés, liés à la géométrie porale des substrats.

BIBLIOGRAPHIE

BEKKARY M., 1992.– *Effet de la fracturation et de la porosité des roches sur l'organisation et les régimes hydrique et atmosphérique de sols à horizon argilique ou fragique*. Thèse, Univ. Franche-Comté, Besançon : 150 p.

BLONDÉ, J.-L., 1989.– *Influence du régime hydrique induit par la fissuration des roches sur l'humification et l'organisation des sols en milieu calcique*. Thèse Doct., Univ. Franche-Comté, Besançon : 133 p.

BLONDÉ, J.-L., GAIFFE, M., CONTINI, D. & BRUCKERT, S., 1986.– Relations entre le caractère humifère des sols des plateaux jurassiens et le régime hydrique induit par la perméabilité des bancs calcaires. *Pédologie,* 36 : 155-177.

BRESSON L.M., 1974.– *La rubéfaction récente des sols en climat tempéré humide. Dynamique évolutive sur fluvioglaciaire calcaire*. Thèse Univ. Paris VI, 197 p.

BRUCKERT, S., 1986.– *Carte de la valeur pédologique et agronomique des terres du Val de Saône*. Notice générale, 150 p., GVA des Hauts du Val de Saône.

BRUCKERT, S., 1988.– Rôle de la fissuration des roches dans l'infiltration de l'eau, la formation des nappes perchées sur coussin d'air et le régime atmosphérique des sols. *Ann. sci. Univ. Fr.-Comté, Besançon, Géol.,* 4 : 27-36.

BRUCKERT, S., 1989.– Lessivage vertical versus lessivage latéral : incompatibilité de ces deux grands phénomènes pédogénétiques. *C.R. Acad. Sci.,* 308 : 335-340.

BRUCKERT, S. & BEKKARY, M., 1992.– Formation des horizons diagnostiques argiliques et de fragipan en fonction de la perméabilité des roches. *Can. J. Soil Sci.,* 72 : 69-88.

BRUCKERT, S. & GAIFFE, M., 1990.– Les systèmes de subsurface sols-roches, modèles de pédogenèses. Exemples des domaines karstique et non karstique de Franche-Comté. *Science du sol,* 28 : 319-332.

BRUCKERT, S. & GAIFFE, M., 1993.– Rôle de la porosité des roches dans le transfert de l'eau et le régime hydrique des sols. *C.R. Acad. Sci. Paris,* 316 : 1455-1461.

BRUCKERT, S., GAIFFE, M., DUQUET, B., TAVANT, Y. & TAVANT, H., 1986.– Rôle du flux de calcium sur la stabilisation de la matière organique des sols. *Ann. sci. Univ. Fr.-Comté, Besançon,* Biol. vég., 4e sér., Fasc. 6 : 25-29.

CABIDOCHE Y.M., 1989.– *Contribution à l'étude des sols de haute montage. Analyse des relations sols-milieu dans les Pyrénées occidentales cristallines et calcaires*. Thèse Doct. 3e cycle Agronomie-Pédologie, Montpellier, 152 p.

CALLOT G., 1977.– Logique de la distribution des sols et formations superficielles sur plate-forme calcaire. Notion de système géopédologique régional. Exemple de la région Nord-Aquitaine. *Science du Sol, 4*, 189-206.

CALLOT G., 1981.– *Analyse des lithosystèmes carbonatés*. Doc. polyc., S.E.S. 484, INRA Montpellier, 90 p.

DUCHAUFOUR, Ph., 1966.– Le problème du climax et l'évolution des sols. *Œcol. Plant.*, 2 : 165-171.

DUCHAUFOUR, Ph. 1995.– *Pédologie. Sol - Végétation - Environnement*. Collection Abrégés, Masson Ed., Paris : 324 p.

EMBERGER, L., 1960.– Les classifications modernes. In : EMBERGER, L. *Travaux de botanique et d'Ecologie*. Jubilé scientifique, 1971, Masson, 520 : 475-490.

GAIFFE, M., 1987.– *Processus pédogénétiques dans le karst jurassien. Analyse de la complexation organo-minérale en ambiance calcique*. Thèse d'Etat, Univ. Franche-Comté - Besançon.

GAIFFE, M. & BRUCKERT, S., 1991.– Déterminisme paléoécologique des écosystèmes actuels du Haut-Jura en relation avec la fracturation des roches. *Ann. Sci. For.,* 48 : 575-591.

JOUAFFRE, D., 1989.– *Pédogenèse et rubéfaction post-würmienne sur altérites crétacées en climat montagnard humide (Jura)*. Thèse Univ. Franche-Comté, Besançon, 277 p. + 19 annexes.

JOUAFFRE, D., BRUCKERT, S., WILLIAMS, A.F., HERBILLON, A.J. & KUBLER, B., 1991.– Rubéfaction post-würmienne en climat montagnard humide jurassien. Rôle du pédoclimat et actualité du processus. *Geoderma,* 50 : 239-257.

KAMPF N., & SCHWERTMANN U., 1982.– Goethite and hematite in a climosequence in Southern Brazil and their application of kaolinitic soils. *Geoderma,* 29 : 27-39.

RICHARD, J.-L., 1961.– *Les forêts acidophiles du Jura*. Thèse Neuchâtel : 164 p.

SCHWERTMANN U., 1988.– Occurrence and formation of iron oxides in various pedoenvironments. *In* : J.W. STUCKI, B.A. GOODMAN & U. SCHWERTMANN (Eds), *Iron in soils and clay minerals*. Reidel, Dordrecht, pp. 267-308.

SOUMET-DELAIGUE D., 1976.– *Incidence de la structure pétrographique des roches carbonatées sur leur susceptibilité à la dissolution. Exemple des calcaires des Charentes et des Causses de Roquefort.* Thèse Doct. 3e cycle, Montpellier.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 83-87

THE INFLUENCE OF DIFFERENT SOIL TYPES AND ASSOCIATIONS OF VEGETATION ON LIMESTONE SOLUTION IN A HIGH-MOUNTAINOUS REGION (ZUGSPITZPLATT, WETTERSTEINGEBIRGE, DEUTSCHLAND)*

Carola HÜTTL

Institut für Geographie der LMU München, Luisenstr. 37, 80333 München, Deutschland.

SUMMARY
(original scientific paper)

The Zugspitzplatt (2600-1980 m) with its gentle relief is situated below the Zugspitze (2963 m), the highest mountain of Germany. It is built up out of the Wetterstein-limestone (Ladin, middle Trias) and shows a variety of karstic features. Some of them show signs of glacial erosional activity. This glaciokarst covers the subalpine zone (1650 - 1980 m), the alpine zone (1980 - 2350 m) and the subnivale one (above 2350 m). These zones are climatically, especially by temperature, caused and show heterogenous plant growth. The influence of the different soil- and vegetation covers on the solution of limestone could be described by the different karstic features and by different solution rates. This paper shows that the rates of limestone solution depend with high correlation on different soil types /plant communities. The study is based on the investigation of percolating waters as well as on the rock-tablet method.

KEY WORDS: High mountainous region - Glacio-karst - Zonation of soils and vegetation - Waterhardness analysis of percolation soil waters - Rock-tablet method - Limestone solution - Rates of limestone solution.

RÉSUMÉ
(travail original)

INFLUENCE DE DIFFÉRENTS SOLS ET ASSOCIATIONS VÉGÉTALES SUR LA SOLUTION CALCAIRE D'UN RELIEF DE HAUTE MONTAGNE (ZUGSPITZPLATT, WETTERSTEINGEBIRGE, GERMANY).
Le Zugspitzplatt (2 600-1 980 m) est situé dans le massif de la Zugspitze (2963 m), sommet le plus haut d'Allemagne. Le relief du Zugspitzplatt est doux et formé de "Wettersteinkalk" un calcaire pur (Ladin, moyen Trias) sur lequel on trouve une grande variété de formations karstiques, quelquefois abrasées par l'activité des anciens glaciers. Le relief glacio-karstique du Zugspitzplatt s'étend sur la zone subalpine (1650-1980 m), la zone alpine (1980-2350 m) et la zone subnivale (au-dessus de 2 350 m). Cette zonation est causée par le climat, particulièrement par la température. L'influence des différents sols et associations végétales sur la solution calcaire se manifeste par des formes karstiques diverses et par des quantités de calcaire dissoutes différentes (mesurées en cm/1000a).

MOTS CLÉS : Haute montagne - Relief glacio-karstique - Zonation des sols et de la végétation - Analyse chimique des eaux de percolation de différents sols - Rock-tablet method - Solution calcaire - Érosion calcaire.

INTRODUCTION

The Zugspitzplatt (2600-1980 m) with its gentle relief is situated below the Zugspitze (2963 m) and is slightly dipping eastwards. The high-mountainous glaciokarst of the Zugspitzplatt has developed on steep inclined layers (30°-40°) of the outcropping Wetterstein-limestone (MILLER, 1962) and offers a variety of karren, dolines and other karstic features. This type of karst is called "Schichtflächenkarst" (BÖGLI, 1969) or "inclined limestone pavement" (acc. to WILLIAMS, 1966 *in* SWEETING, 1972) and covers the vegetation and geomorphologic zones mentioned above (zonation and nomenclature acc. to ELLENBERG, 1996; OZENDA, 1988). Especially in the alpine zone (1980-2350 m) the karstic features are predominated by "karrenfelder". This huge concentration of karren is situated on inclined layers of Wetterstein-limestone and shows different stages of karstification, vegetation successions and soil genesis. In between the karst

* Manuscrit reçu le 30 septembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 2 octobre 1997.

Source : MNHN

relief there are moraines of different age on which the plant cover reaches its maximum. Especially in the alpine zone nearly 75% of the moraines are covered with vegetation (*Caricetum firmae, Seslerio-Caricetum semp.*) while the plant cover on compact limestone outcrops or on debris is reduced to 10%. The solum of the rendzinas on Wetterstein-limestone is between 5 to 15 cm and reaches 25 to 30 cm on coarse to fine grained moraine sediments.

The maximum of solum thickness (up to 60 cm) occurs in the subalpine zone under *Pinus mugo* where incomplete and slow humification leads to an huge accumulation of organic matter and results in soils where organic layers dominate the solum.

The following presentation of the main soil types of the Zugspitzplatt area is in accordance to the german soil system of KUBIENA (1953) and MÜCKENHAUSEN (1985) with comparison to the system of DUCHAUFOUR (1976) and the Soil Taxonomy 1975.

In hollows and karren on bare rock plants like *Carex firma* or *Dryas octopetala* (*Caricetum firmae* association) grow. They are associated with the soil type "Moderrendzina" (Of)-Oh-(Ah)-(AhCv)-Cv-Cn . Depending on the stage of pedogenesis this soil is similiar to "sol humo-calcaire à moder / lithic Folist or to rendzine humifère à moder / lithic Rendoll". This rendzina shows two suborders (FIG. 1, 2).

1) "Polsterrendzina" (Of)-Oh-(Ah)-(AhCv)-Cv-Cn in dry and sunny situation (on moraine with mollic A-layer).

2) "Pechrendzina" (Of)- Oh-(Ah)-Cn mostly in moist to wet (after snowmelt or heavy rains) and shady situation on compact limestone.

The "Moderrendzina" with pH lightly acid (pH 5,7 to 6,5) shows moderate humification in the organic layer and on bare rock faces a $CaCO_3$- content (< 2mm) between 4 to 8% (TAB. I).

Due to the enlargement of karren by solution of organic acids, the soil-filled hollows develop to "lochkarren" or "kamenitza" (common and international accepted classification acc. to BÖGLI, 1960). At other places vegetation in rock fissures supports the weathering of limestone pavements in single blocks along the inherent pattern of joints (MARK, 1991, 1995).

The best developed karren (up to 40 cm in depth) occur in the subalpine zone (*Rhododendro-hirsuti Mugetum*). They are filled with "Tangelrendzina" L-Of-Oh-(Ah)-Ovh-Cn (FIG. 3, TAB. I) This soil is comparable to sol litho-calcique humifère à mor / lithic Folist or to sol humo-calcaire à mor/ typic Folist and is extremly acid (pH 3,7-4,8). It is without carbonate (sometimes 1-2% $CaCO_3$) and bears huge layers of organic matter (up to 40 and 60 cm; humus type "mor" or "Tangel") derived from the cover of *Pinus mugo* and heath like shrub communities (*Vaccinio-Rhododendretum ferruginei).*

The sedimentation of allochthonous eolian dust, blown out of the near Central Alps (cristalline rocks), leads to the soil type "Braunerde" Ah-Bv-BvCv-II Cn (FIG. 4, TAB. I). These brown soils (sol brun/ Ochrept) are characterized by a high content of granat, epidot, pyroxene and muscovite in the mineral spectrum. The silt fraction (2 - 63 µm) dominates with 40 to 60%, so the influence of residuals plays hardly no role because of the purity of the Wetterstein-limestone (> 95% $CaCO_3$). The brown soils are widespread in the alpine and upper subalpine zone of the Zugspitzplatt area.

FIG. 1.– "Polsterrendzina" (sol litho-calcaire humifère à moder / lithic Folist) on compact Wetterstein-limestone. Situation: Zugspitzplatt, alpine zone, 2080 m, SE, 10° inclination, *Caricetum firmae.*

"Polsterrendzina" (sol litho-calcaire humifère à moder / lithic Folist) sur calcaire compact. Situation : Zugspitzplatt, zone alpine, 2 080 m, SE, pente de 10°, Caricetum firmae.

FIG. 2.– "Pechrendzina" (sol humo-calcaire humifère à mull / lithic Folist) on compact Wetterstein-limestone. Situation: Zugspitzplatt, alpine zone, 2080 m, SE, 10° inclination, *Arabidetum caeruleae.*

"Pechrendzina" (sol humo-calcaire humifère à mull / lithic Folist) sur calcaire compact. Situation: Zugspitzplatt, zone alpine, 2080 m, SE, pente de 10°, Arabidetum caeruleae.

Polsterrendzina (Of-Oh-Cn)

[cm]	Profile	Horizon	Main characteristics
2		Of	organic O, plant roots, litter with moderate humification 10 YR 2/1, muscovite
4			
6		Oh	organic O, plant rootes, scarcly pieces of limestone (grainsize: 2-63 mm) 10 YR 2/2, muscovite
8			
10			
>10		Cn	compact autochthonous Wetter-stein-limestone

Pechrendzina (Oh-Cn)

[cm]	Profile	Horizon	Main characteristics
5		Oh	organic O, plant roots, good humification, wet: N 1,5/O, dry: 3,5 YR 2/1,
10			
15			muscovite, silty loam very fine crumbled solum
20			free of $CaCO_3$
20		Cn	compact autochthonous Wetter-stein-limestone

Source : MNHN

LITAOR (1987) also describes the influence of eolian dust on the genesis of alpine soils in other high montainous regions.

The aim of this paper is to prove that distinct soil types and vegetation associations result in different rates of limestone solution in the substratum (Wetterstein-limestone) as well as in the soil itself.

METHODS

The mapping of soils (Arbeitsgruppe Bodenkunde 1994 acc. to KUBIENA 1953) reveals that specific vegetation zones are associated with distinct soil types (TAB. II of CREDNER, HÜTTL & RÖGNER, same volume).

TABLE I.– Soil data of the Zugspitzplatt (Oh, Ah, Bv symbols for soil horizons)
Analyses chimiques des sols du Zugspitzplatt (Oh, Ah, Bv symboles pour les horizons des sols)

Soil type	Solum [cm]	Vegetation	pH	Org. matter [%]	$CaCO_3$ [%]	Soil fraction < 63 µm [%]
Polsterrendzina Of-Oh-Cn with "moder"	10	*Caricetum-firmae* (alpine zone)	5,1 (Oh)	68 (Oh)	3,9 (Oh)	28 (Oh)
Pechrendzina Oh-Cn with "mull"	20	*Arabidetum caeruleae* (alpine zone)	6,4 (Oh)	59 (Oh)	3,3 (Oh)	38 (Oh)
Braunerde Ah-Bv-BvCv-IICn "with mull"	25	*Seslerio-C. semp* (alpine zone)	5,8 (Ah) 6,2 (Bv)	38,8 (Ah) 30,2 (Bv)	0,6 (Ah) 1,8 (Bv)	59 (Ah) 66 (Bv)
Tangelrendzina L-Of-Oh-Cv-Cn with "mor"	40	*Rh.-h.-Mugetum* (subalpine zone)	4 (Oh)	92 (Oh)	3,2 (Oh)	5 (Oh)

FIG. 3.– "Tangelrendzina" (sol litho-calcique humifère à mor /lithic Folist) on compact limestone. Situation: Zugspitzplatt, subalpine zone, 1980 m, SE, 2° inclination, Rhod. hirs. *Mugetum.*

"Tangelrendzina" (sol litho-calcique humifère à mor /lithic Folist) sur calcaire compact. Situation : Zugspitzplatt, zone subalpine, 1980 m, SE, pente de 2°, Rhod. hirs. Mugetum.

Tangelrendzina (L-Of-Oh-Ovh-Cn)

[cm]	Profile	Horizon	Main characteristics
5		L	organic litter, free of $CaCO_3$
10 20		Of	organic litter, moderate fermentation free of $CaCO_3$, pH 4 reddish brown
30 40		Oh	extreme acid organic layer (pH 3,7), free of $CaCO_3$ reddish brown
45		Ovh	fine crumbled, dark black, pH 5
> 45		Cn	compact limestone with karren relief

FIG. 4.– "Braunerde" (sol brun / Ochrept) on compact Wetterstein-limestone. Situation: Zugspitzplatt, alpine zone, 2020 m, SE, 5° inclination, *Seslerio-Caricetum semp.*

"Braunerde" (sol brun / Ochrept) sur calcaire compact. Situation : Zugspitzplatt, zone alpine, 2020 m, SE, pente de 5°, Seslerio-Caricetum semp.

Braunerde (Ah-Bv1-Bv2-IICn)

[cm]	Profile	Horizon	Main characteristics
5		Ah	mollic A, plant roots, 1-3% $CaCO_3$, 10 YR 2/2
10 15 20		Bv1	argillic B, plant roots, free of $CaCO_3$, 7,5 YR 4/4, silty loam, high content of muscovite, mollic A extends in Bv1 (washed in)
25 30 35		Bv2	argillic B (allochthonous eolian dust) with high content of muscovite; traces of organic A-material free of $CaCO_3$, 7,5 YR 5/4; silty loam, partly higher clay content, extends as filling of karren into the Cn
> 35		IICn	compact, dense limestone with karren relief

Source : MNHN

TABLE II.– Mean solutional loss [cm/1000a] of different soil types on the Zugspitzplatt from rock-tablet method and soil water hardness.
Valeurs moyennes de la solution calcaire [cm/1000a] par la "rock-tablet-method" et analyse chimique des eaux de percolation.

Soil type	Vegetation	Soil horizon	Solutional loss [cm/1000a] (rock-tablet)	Solutional loss [cm/1000a] (waterhardness method)
Polsterrendzina Of-Oh-Cn	*Caricetum-firmae* (alpine zone)	(Oh)	1,6	2,1
Pechrendzina Oh-Cn	*Arabidetum caeruleae* (alpine zone)	(Oh)	0,6	0,9
Braunerde Ah-Bv-BvCv-IICn	*Seslerio-C. semp* (alpine zone)	(Ah) (Bv)	1,0 0,3	1,4 1,4
Tangelrendzina L-Of-Oh-Cv-Cn	*Rh.-h.-Mugetum* (subalpine zone)	(Oh)	1,7	2,5

By means of the following methods the solution potential of the percolating soil water has been investigated:

• ***Waterhardness analysis*** after snowmelt or rainfall (short-term events). The water was sampled with the help of metal plates (25 cm x 20 cm x 5 cm) rammed in the soil (depth 15 to 20 cm) and collected in plastic bottles. According to the existing depth of the profiles and their differentiaton the plates were situated either in the Oh-, Ah- or Bv-horizon. The waters were analysed in the field. The potential aggressivness of the waters was determined by adding powder of Wetterstein-limestone (analysed again after 16 h).

• ***Rock-tablet method*** (TRUDGILL, 1976, 1983) for long-term investigations. Rock-tablets (2 cm x 2 cm x1,5 cm) cut out of Wetterstein-limestone and preweighed (with an accuracy of 1/10 mg) in the laboratory were digged in different horizons. They stayed in the soil during winter (October to June) and were taken out after snowmelt. After weighing they have been digged in the soils again and stayed during summer (July to September). From the measured weight-losses equivalent surface lowering rates can be calculated. By using the rock-tablet method the solutional loss caused by snowmelt could be measured as well as the solutional loss caused by rainfall during summer.

RESULTS

The results in table II show the mean rates of limestone solution (cm / 1000 a, that means superficial surface lowering of limestone in cm per 1000 years) calculated from waterhardness analysis and from the rock-tablet method.

1) The highest amounts (between 1,7 and 2,5 cm/ 1000a) of carbonate in soil or of underlaying solid limestone are dissolved from the percolating water of the "Tangelrendzina" in the subalpine zone.

2) The solutional potential of waters out of alpine "Polsterrendzina" (under *Caricetum firmae* assoziation) reveals values between 1,6 and 2,1 cm/1000a.

3) The waters of the brown soils (Ah-Bv-BvCv-IICn)) lead to a mean surface lowering of 1,0 to 1,4 cm /1000a.

4) The smallest amounts of carbonate solution (0,6 to 0,9 cm/1000a) are obtained in the Oh under "Pechrendzina".

The behaviour of percolation waters out of the "Polster- and the Tangelrendzina" concerning limestone solution is nearly the same because of the similar attributes of their composition of humus. This humus consists of litter from plants like *Carex firma*, *Dryas octopetala*, *Erica carnea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Rhododendron ferrugineum*, *R. hirsutum*, *Calluna vulgaris* as well as mosses (species of *Sphagnum*). Because of the climate in the highest regions of the Northern Calcareous Alps (low temperatures, high amounts of precipitation and long lasting snow-cover) the decay of litter is reduced or incomplete. This results in huge accumulation of organic matter called "moder" or "mor" (= Tangelhumus) which favour again the growth of acidophile plant communities and give evidence for the influence of soil and vegetation type on limestone solution. In dolines filled with "Pechrendzina" the microclimatical situation (cold, wet, long snow cover) leads to low production of organic material. The retarded plant growth

Source : MNHN

and the small amount of produced organic acids reduces limestone solution.

The organic layers moder and mor show acid to very acid pH reaction (pH 3,7 to 5). During the mineralization and humification of the huge organic layers (up to 40 cm) a lot of organic acids are involved (MARK, 1991, 1995). They are a source for H^+-ions which favour hydrolysis and in this way the chemical weathering (solution) of carbonates in the soil (i.e. coarse limestone material (fraction 2-63 mm or > 63 mm) or of the underlying limestone (HARLACHER *et al.*, 1997; JACUCS & BARANY 1984; RORISON & ROBINSON, 1984).

The surface lowering rates derived of rock tablets digged in the Oh layers of the "Polster- and Tangelrendzina" reach values between 1,6 and 1,7 cm/1000a while the rates in the B-layers of the brown soils are between 0,8 and 1,0 cm/1000a.

DISCUSSION

The calculated solutional rates derived from the rock-tablet method support the data from the waterhardness method although the two methods measure different time scales (short-term events versus long-term studies) (CROWTHER, 1983). The quantitative data confirm the mapped and described qualitative differentiation of karst morphology caused by soil and vegetation. According to the soil type and especially to the type of organic humus layers (mull, moder or mor) different rates of limestone solution are recorded. That means: the more acid a soil or humus type is, the more acids (H^+-ions) are picked up by the waters percolating the soil and finally, the more exchangeable carbonate will be removed.

That is the reason why the waters percolating the less developed soils like „Polsterrendzina" (*Caricetum firmae*) with pH reaction around 5 are able to dissolve higher amounts of carbonate than well developed brown soils (*Seslerio-Caricetum sempervirentis*) with neutral to alkaline pH (6 to 7). Because of the great influence of organic acids on limestone solution it is evident that the percolation water of the extrem acid (4 to 5) „Tangelrendzina" (subalpine zone under *Rhodendro-hirsuti Mugetum*) has the highest solution potential at all.

REFERENCES

ARBEITSGRUPPE BODENKUNDE. 1994.– *Bodenkundliche Kartieranleitung 4. Auflage*. Stuttgart.

BÖGLI, A., 1960.– Kalklösung und Karrenbildung. *Zeitschrift für Geomorphologie, Neue Folge*, Suppl. Bd. 2: 4-21, Berlin.

BÖGLI, A., 1969.– Le Schichttreppenkarst. *Revue Belge de Géographie*, Bd. 2: 63-82, Brüssel.

CROWTHER, J., 1983.– A comparison of the rock tablet and water-hardness methods for determining chemical erosion rates on karst surfaces, *Zeitschrift f. Geomorphologie N.F.*, 27/1: 55-64.

DUCHAUFOUR, Ph., 1976.– *Atlas écologique des sols du monde*. Paris.

ELLENBERG, H., 1996.– *Die Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. Stuttgart.

HARLACHER, C, CLEMENS, T & SAUTER, M., 1997.– Changes in chemical composition and physical parameters of water in an alpine karst system (Totes Gebirge, Steiermark, Austria). *Proceedings of the 12th Int. Congress of Speleology, La Chaux des Fond, 1997. In print.*

KUBIENA, W.L., 1953.– *Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas*. Stuttgart.

JACUCS, L. & BARANY, I., 1984.– Ecological factors playing part in karst denudation dynamism for different geographical zones, *in*: GODARD, A. & RAPP, A. (1984). *Processus et mesure de l'érosion. 25e Congès Int. de Géographie (UGI)*, Paris.

LITAOR, M.I., 1987.– The influence of eolian dust on the genesis of alpine soils in the Front Range. Colorado. *Soil Science of American Journal*, 51: 141-146.

MARK, H., 1991.– *Karststudien in Thailand*. Bochumer Geogr. Arbeiten, 54, Paderborn, Bochum.

MARK, H., 1995.– Die Vegetation des tropischen Karst und ihr Einfluß auf die Formenentwicklung. *Petermanns Geogr. Mitteilungen*, 139: 179-185.

MILLER, H., 1962.– *Zur Geologie des westlichen Wettersteingebirges*. Inaugural-Dissertation 1962, München.

OZENDA, P. 1988.– *Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum*. Stuttgart.

RORISON, I.H. & ROBINSON D., 1984.– Calcium as an environmental variable. *Plant, Cell and Environment*, 9: 49-56.

SOIL SURVEY STAFF, 1975.– *Soil Taxonomy. Agric. Handbook*, Washington.

SWEETING, M.M., 1972.– *The weathering of limestones*. New York.

TRUDGILL, S.T., 1976.– The erosion of limestones under soil and the long term stability of soil-vegetation systems on limestone. *Earth surface processes and landforms*, Vol. 1, 31-41, New York, Chichester.

TRUDGILL, S.T., 1983.– *Weathering and Erosion*. London.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 89-93

STATIONS FORESTIÈRES SUR SOLS HYDROMORPHES DES PRÉALPES NORD-OCCIDENTALES ET DE L'AVANT-PAYS (FRANCE)*

Didier JOUD, Gilles PACHE, Jean-Michel BOISSIER, Jean-Paul PELTIER, Bernard SOUCHIER & Michel BRUN

Laboratoire Écosystèmes Alpins, Université Joseph Fourier, BP 53, F-38 041 Grenoble Cedex 9, France
(Didier.Joud@ujf-grenoble.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

STAND FOREST AREAS ON HYDROMORPHIC SOILS OF NORTH-WESTERN ALPS AND OF PIEDMONT (FRANCE).
Hydromorphic forest soils are morphologically characterized by oxydo-reduction features. These soils are not always linked with hydrophilic or mesohygrophilic plants. Taking note of this, development and functionment of these soils are discuted using results of three phytoecological studies. These studies take place on two subalpine massive at the mountain belt (Chartreuse, Bauges) and on the delphino-savoyard region at the hill level. This comparison highlights differences between waterlogged soils with or without a perched-water table. This as a consequences on soil oxygenation and on soil acidification, an thus on plant communities, depending also on general bioclimate and on geological material.

KEY WORDS: Avant-pays delphino-savoyard - Massif des Bauges - Massif de la Chartreuse (french north Alps) - Forest stand areas - Hydromorphic soils - Hygrophilic species - Hygrophilic shade-loving species.

RÉSUMÉ
(travail original)

Les sols forestiers dits hydromorphes, a morphologie essentiellement marquée par la ségrégation des formes du fer, ne sont pas toujours corrélés avec la présence d'un groupe écologique d'espèces hygrophiles ou mésohygrophiles. Suite à ce constat, la genèse et le fonctionnement actuel de ces sols sont discutés à partir d'exemples de stations forestières définies lors d'études de typologie sur l'avant-pays delphino-savoyard, le massif des Bauges et le massif de la Chartreuse. Cette approche comparative met en évidence les différentes modalités de l'hydromorphie (nappe perchée, imbibition, héritage), leurs origines (morphogenèse) et leurs influences directes (anaérobie) et/ou indirectes (acidification des profils) sur la diversité des groupements végétaux et les potentialités forestières selon le contexte bioclimatique et géolithologique.

MOTS CLÉS : Avant-pays delphino-savoyard - Massif des Bauges - Massif de la Chartreuse - Stations forestières - Sols hydromorphes - Espèces hygrophiles - Espèces hygrosciaphiles.

INTRODUCTION

Les études de typologie de stations forestières conduites dans les Alpes nord-occidentales, dans le massif des Bauges (BOISSIER *et al.*, 1996), celui de la Chartreuse (PACHE, à paraître), et l'avant-pays delphino-savoyard (JOUD, 1995), montrent que les forêts sur sols hydromorphes au sens large, c'est-à-dire y compris les cas où les phénomènes d'oxydo-réduction sont très atténués, sont très répandues. Seuls sont considérés ici les sols caractérisés par un horizon "-g", à morphologie et coloration liées à la ségrégation des formes du fer sous l'influence d'engorgements d'eau d'origine pluviale (VIZIER, 1995 ; DUCHAUFOUR, 1997).

Une première analyse comparative de ces différents types de stations amène les trois constats suivants : 1/ les sols forestiers de l'avant-pays sont caractérisés par la présence indéniable, et de durée variable en hiver et printemps, d'une nappe perchée, alors que l'existence d'une telle nappe est rare ou très fugace dans les sols des Bauges et de la Chartreuse, 2/ les caractères morphologiques liés à l'hydromorphie des profils sont beaucoup plus marqués

* Manuscrit reçu le 7 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 17 décembre 1997.

Source : MNHN

dans l'avant-pays et les Bauges qu'en Chartreuse, avec un bariolage intense des horizons "-g" et une différenciation importante des horizons éluviaux "A_2", 3/ la corrélation "sol à morphologie hydromorphe / présence d'espèces hygrophiles" n'est pas toujours vérifiée. Cette dernière question sera l'objet essentiel de la discussion de cet article.

PRÉSENTATION RÉGIONALE SOMMAIRE

Les régions étudiées sont toutes soumises à un climat océanique atténué (PAGNEY, 1988). Néanmoins, ces trois entités se distinguent par une pluviométrie annuelle de plus en plus importante, depuis l'avant-pays (900 mm), les Bauges (1 400 mm), jusqu'au massif de la Chartreuse (2 000 mm), pôle d'humidité et d'océanité des Alpes françaises, sans déficit hydrique estival (PACHE *et al.*, 1996).

Les sols hydromorphes se développent sur différents matériaux ou roches-mères, des formations superficielles quaternaires, représentées par des limons périglaciaires et des argiles à quartzites (ou altérites) pour l'avant-pays (BORNAND, 1978), des molasses et surtout des marno-calcaires du Crétacé (Valanginien et Hauterivien) pour les massifs des Bauges et de la Chartreuse. Ce dernier se caractérise également par la présence de calcaires à silex (Valanginien et Sénonien).

TYPES DE STATIONS SUR SOLS HYDROMORPHES

Onze types de stations, soit huit hêtraies-sapinières dans les massifs préalpins et trois chênaies acidiphiles dans l'avant-pays, ont été étudiés (TAB. I). Selon les modalités de l'hydromorphie sont distingués : 1/ les sols à morphologie hydromorphe héritée, bruns acides (classification CPCS remaniée et complétée *in* DUCHAUFOUR, 1997) (ou BRUNISOL oligo-saturé ; BAIZE & GIRARD, 1995), correspondant à des profils polycycliques et complexes (BECKER, 1971 ; JAMAGNE & BEGON, 1984 ; JOUD, 1997), 2/ les sols à nappe perchée, bruns à pseudogley profond (BRUNISOL-REDOXISOL profond), lessivés à pseudogley (LUVISOL-REDOXISOL), et les pseudogleys, plus ou moins dégradés (REDOXISOLL glossique), et 3/ les sols à hydromorphie dite "d'imbibition" (TROSSET, 1978 ; BOISSIER, 1992), c'est-à-dire à microporosité quasi exclusive et sans nappe apparente, bruns marmorisés (BRUNISOL rédoxique), bruns à pseudogley (BRUNISOL-REDOXISOL), dont certains peuvent évoluer, en conditions particulières, jusqu'à des sols podzoliques à pseudogley (PODZOSOL-REDOXISOL).

Les deux premières modalités d'hydromorphie (héritage, nappe perchée) sont fréquentes dans les chênaies collinéennes de l'avant-pays, tandis que l'hydromorphie d'imbibition concerne uniquement les hêtraies-sapinières montagnardes de la Chartreuse et des Bauges.

TABLEAU I.– Classification des stations forestières et des types de sols selon la région, le bioclimat, le substrat et les modalités d'hydromorphie.
Classification of forest stand areas and types of soils according to the region, the bioclimate, the substratum and the terms of hydromorphy.

Étages Biocl.	Substrats	*Hêtraies - Sapinières*		*Chênaies acidiphiles*	PROFILS (CPCS, 1967)	Modalités d'Hydromorphie	
		CHARTREUSE	**BAUGES**	**AVANT-PAYS**			
MONTAGNARD	Marno-calcaires	Station à *Rubus fruticosus*	Station à *Dryopteris filix-mas*		Sol brun marmorisé	A	IMBIBITION
		Station à *Adenostyles alliariae*	Station à *Luzula sylvatica*		Sol brun lessivé à pseudogley	B	
	Calcaires à silex	Station à *Dryopteris dilatata*	Station à *Vaccinium myrtillus*		Sol podzolique à pseudogley	C	
		Station à *Vaccinium myrtillus*			Sol lessivé podzolique marmorisé	D	NAPPE PERCHÉE
	Molasses		Station à *Carex montana*		Sol brun lessivé à pseudogley profond	E	
COLINÉEN	Limons et/ou altérites			Station à *Molinia caerulea*	Pseudogley +/- dégradé	F	
				Sol lessivé *Luzula pilosa*	Sol lessivé à pseudogley	G	
				Sol brun *Pteridium aquilinum*	Sol brun acide	H	HÉRITAGE

Source : MNHN

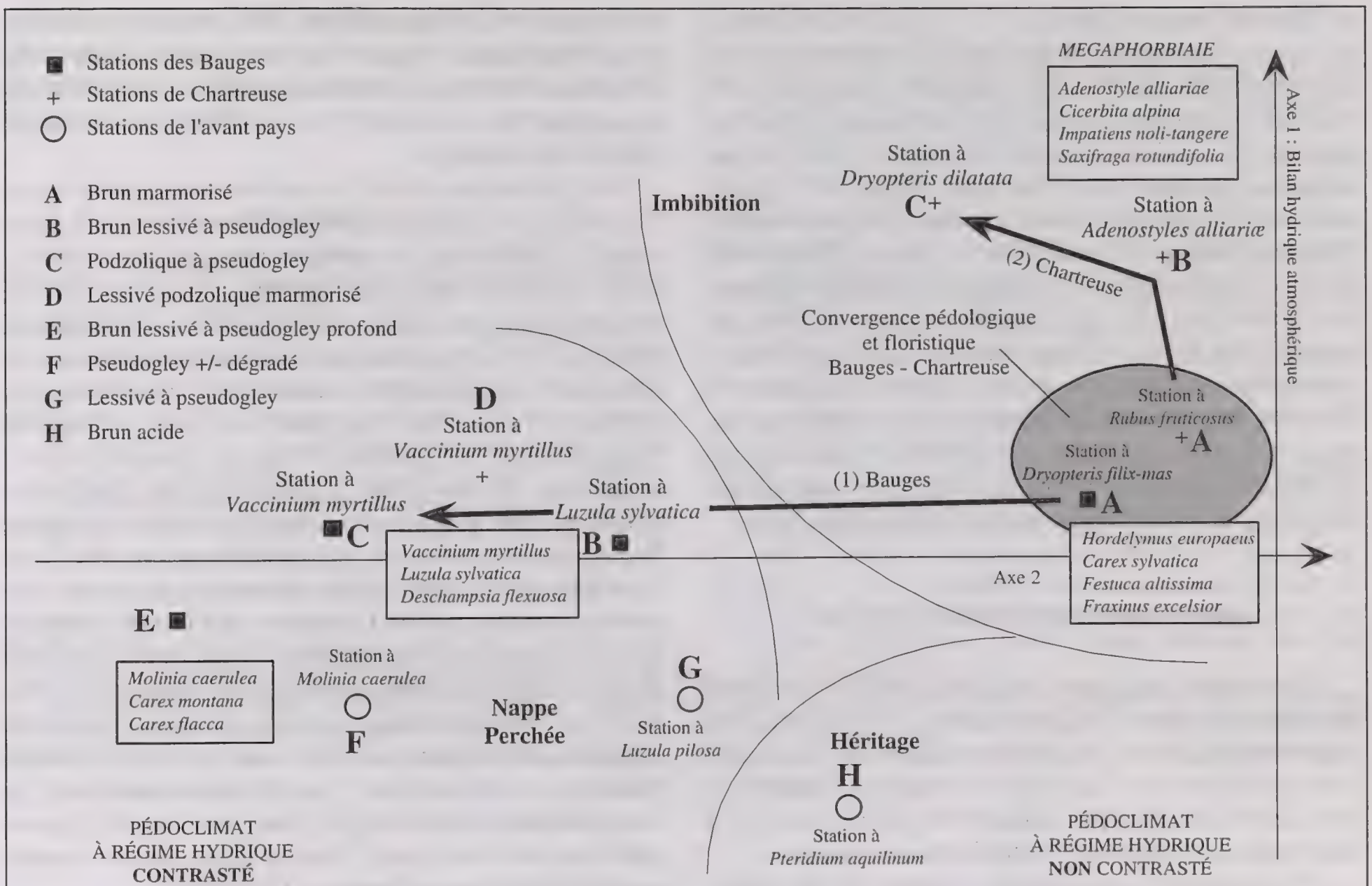


FIG. 1.– Position des stations forestières sur le plan factoriel 1-2 (points moyens), avec indication des types de sols (A à H), des modalités d'hydromorphie et des principales espèces à forte contribution (position relative schématique). Les flèches indiquent la diversité floristique observée en fonction d'une série de sols (A, B et C) de plus en plus différenciés par l'hydromorphie et l'acidification : (1) dans les Bauges, (2) en Chartreuse.

Distribution of forest stand areas on factorial map 1-2 (midpoints), with indication of types of soils (from A to H), terms of hydromorphy and the principal species with high contribution (relative schematic position). The arrows show the plant communities diversity according to a succession of soils (A, B and C), which are more and more differenciated by hydromorphy and acidification : (1) Bauges, (2) Chartreuse.

ANALYSE PHYTOÉCOLOGIQUE

La diversité floristique des stations à sol hydromorphe est mise en évidence à l'aide des deux premiers axes de l'Analyse Factorielle des Correspondances obtenue avec l'ensemble des relevés et espèces des trois typologies forestières (FIG. 1).

L'axe 1 distingue, en fonction de l'altitude, les stations collinéennes (partie négative) des stations montagnardes, voire subalpines (partie positive) : il est interprété comme un gradient du bilan hydrique atmosphérique.

Selon l'axe 2, les points situés dans sa partie la plus négative correspondent, d'une part, à une flore indicatrice des pédoclimats à régime hydrique contrasté, typiques des sols à nappe perchée et à sécheresse estivale (*Molinia caerulea*, *Carex flacca*, *Carex montana*), et d'autre part, à une flore acidiphile (*Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa*, *Luzula sylvatica*). L'ordonnée à l'origine rassemble, au contraire, une flore neutrophile (*Hordelymus europaeus*, *Carex sylvatica*, *Festuca altissima*, *Adenostyles alliariae*, *Impatiens noli-tangere*) des sols à régime hydrique non contrasté. Cet axe 2 est donc d'interprétation plus délicate : il représente deux facteurs interdépendants, le pédoclimat et l'acidité minérale des sols.

La comparaison des hêtraies-sapinières des Bauges avec celles de la Chartreuse permet de préciser le rôle du bilan hydrique atmosphérique, du régime hydrique pédoclimatique et de l'acidité minérale sur la diversité floristique et la morphogenèse des sols. Considérons pour cela la variabilité stationnelle selon les trois types de profils communs aux deux massifs, le sol brun marmorisé (A), le sol brun à pseudogley (B) et le sol podzolique à pseudogley (C), donc selon une série évolutive de profils à différenciation croissante d'hydromorphie et d'acidification.

Source : MNHN

Dans les Bauges (flèche n° 1, FIG. 1), l'enrichissement en espèces indicatrices d'un régime hydrique contrasté (*Equisetum sylvaticum* : station à *Luzula sylvatica*), donc la présence d'une nappe perchée, est corrélé avec le développement d'une flore acidiphile (station à *Vaccinium myrtillus*). En revanche en Chartreuse (flèche n° 2), le gradient d'acidité minérale moins accentué conduit à une flore d'humus plus actif, acidicline (station à *Dryopteris dilatata*), où les espèces de la mégaphorbiaie bien représentées (*Adenostyles alliariae*, *Cicerbita alpina*, etc) sont indicatrices d'un bilan hydrique atmosphérique favorable, et surtout d'un pédoclimat à régime hydrique non contrasté. Entre les Bauges et la Chartreuse, une véritable convergence floristique et pédologique s'observe uniquement sur les profils les moins différenciés, les sols bruns marmorisés (A) à mode d'hydromorphie par imbibition dominante.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'inventaire écologique comparé des différents milieux forestiers ou stations "hydromorphes", fondé sur la flore (espèces indicatrices) et la morphologie des profils de sols correspondants conduit, pour l'avant-pays delphino-savoyard et les Préalpes calcaires des Bauges et de la Chartreuse, aux réflexions et interprétations suivantes.

S'agissant de la terminologie "stations ou sols hydromorphes", il convient de souligner la grande disparité entre les plateaux limoneux de l'avant-pays, à stations surtout collinéennes caractérisées par une nappe perchée et dites à "régime hydrique saisonnier contrasté" (F, pseudogley, et G, sol lessivé à pseudogley), et les stations à grande réserve hydrique, sans déficit saisonnier ni caractère asphyxiant (A, sol brun marmorisé), caractéristiques de l'étage montagnard et des matériaux marno-calcaires des Bauges et de la Chartreuse.

Hormis ces deux situations bien distinctes des points de vue régional et climatique, la discussion met l'accent sur les stations les plus fréquentes dans les deux massifs préalpins : les sols présentent souvent des traits morphologiques d'oxydo-réduction, dans une matrice décarbonatée, alors que la signification écologique des groupements végétaux est plus complexe.

Dans ces deux massifs, les facteurs clés sont le climat, océanique très arrosé et froid (étage montagnard) et le type de matériau. Les roches marno-calcaires (Crétacé inférieur) sont très répandues et, sous ce climat, les matériaux d'altération sont très généralement épais et limono-argileux. Le bilan hydrique atmosphérique et pédoclimatique induit, en position topographique de pentes moyennes, un régime hydrique dit "d'imbibition" dans des profils, certes brunifiés (B, brun lessivé à pseudogley), dont les faciès (texture et structure) sont proches de ceux des sols pélosoliques marmorisés (type pseudogley pélosol ; DUCHAUFOUR, 1976). À ce stade d'évolution, la flore indicatrice est différente dans les deux massifs : espèces mésophiles et acidiclines dans les Bauges (station à *Luzula sylvatica*), espèces hygrosciaphiles et neutrophiles en Chartreuse (station à *Adenostyles alliariae*).

Le processus d'acidification reste limité dans l'ensemble des affleurements marno-calcaires des deux massifs. Néanmoins, en situation topographique particulière, en station de croupe aplanie, la flore acidiphile devient dominante (*Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa*, *Luzula sylvatica*), en relation avec des humus type moder sur sol podzolique à pseudogley (C) dans les termes ultimes de l'évolution. A ce stade, nous pouvons émettre l'hypothèse que la dégradation acide complexante, la podzolisation, est liée à une accentuation des contrastes hydriques : une nappe perchée tend à remplacer le régime hydrique par imbibition, ce qui rapprocherait ces sols (C) de "sols planopodzoliques". Cette évolution apparaît plus fréquente en Bauges qu'en Chartreuse pourtant plus arrosée (pôle de l'océanité montagnarde). Sans doute, pouvons nous voir dans cette différence régionale, d'une part, l'effet du climat, dont l'importante pluviométrie uniformément répartie sur toute l'année en Chartreuse limite les contrastes hydriques du pédoclimat, d'où le développement de la mégaphorbiaie caractéristique d'une forte humidité atmosphérique, et d'autre part, l'effet de faciès marno-calcaires un peu différents entre Bauges et Chartreuse ?

En Chartreuse, une divergence stationnelle plus fondamentale avec les Bauges se manifeste à la faveur des roches de type calcaires à silex (Sénonien) : ici la flore typiquement acidiphile stricte (station à *Vaccinium myrtillus*) correspond à une podzolisation accentuée à laquelle s'ajoute le processus secondaire d'hydromorphie par colmatage des horizons illuviaux (D, sol lessivé podzolique marmorisé).

En conclusion, les écosystèmes forestiers à hydromorphie acide de type pseudogley et surtout sol lessivé à pseudogley (secondaire) sont cantonnés aux faibles altitudes (avant-pays) sur des sols relativement anciens qui n'ont pas connu l'abrasion glaciaire würmienne (évolution pédologique de cycle long, DUCHAUFOUR, 1997). L'hydromorphie y est certes actuelle, mais peut également être héritée en certaines stations (sols polycycliques), notamment dans la zone bordière molassique.

Plus en altitude, dans les massifs préalpins calcaires à climat très humide, le fonctionnement hydromorphe à nappe perchée reste limité à quelques stations du montagnard (ou au contraire au subalpin, non abordé dans le présent article). Très généralement, la différenciation morphologique des profils est, semble-t-il, plus marquée par la richesse en fer des altérites limono-argileuses des marno-calcaires, et correspond rarement à la présence nette d'une nappe perchée, infirmée d'ailleurs par l'absence de végétation indicatrice hygrophile. L'acidification reste limitée en intensité (hormis sur calcaires à silex) et en superficie

Source : MNHN

(topographie plane). Elle s'accompagne alors d'hydromorphie, ce qui peut expliquer une baisse très sensible de la productivité de la sapinière-hêtraie ou de la pessière acidiphiles (BOISSIER *et al.*, 1996).

BIBLIOGRAPHIE

BAIZE, D., GIRARD, M.C., (Coord.), 1995.– *Référentiel pédologique*. Eds. INRA-AFES, Paris : 332 p.

BECKER, M., 1971.– *Étude des relations sol-végétation en conditions d'hydromorphie dans une forêt de la plaine lorraine*. Thèse de Doctorat d'État ès Sciences, Université Nancy-I : 225 p.

BOISSIER, J.-M., 1992.– *Étude des flux de matière organique transportée par les eaux de percolation de trois sols forestiers, à la suite de fortes précipitations orageuses simulées*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Savoie, Chambéry : 124 p.

BOISSIER, J.-M., PELTIER, J.P., SOUCHIER, B., 1996.– *Le massif des Bauges. Types de stations et relations "station/production"*. Laboratoire Écosystèmes Alpins, Université Joseph Fourier Grenoble-1 : 240 p.

BORNAND, M., 1978.– *Altération des matériaux fluvio-glaciaires, genèse et évolution des sols sur terrasses quaternaires dans la moyenne vallée du Rhône*. Thèse de Doctorat d'État ès Sciences, Université du Languedoc, Montpellier : 329 p.

DUCHAUFOUR, Ph., 1976.– *Atlas écologique des sols du monde*. Ed. Masson, Paris : 178 p.

DUCHAUFOUR, Ph., 1997.– *Abrégé de pédologie. Sol, végétation, environnement*. Ed. Masson, Paris : 291 p.

JAMAGNE, M., BEGON, J.C., 1984.– Les sols lessivés de la zone tempérée. Apports de la pédologie française. *Livre jubilaire de l'Association Française pour l'Étude du Sol*, Plaisir : 55-76.

JOUD, D., 1995.– *Catalogue des types de stations forestières des régions Bas-Dauphiné et Avant-Pays Savoyard*. Laboratoire Écosystèmes Alpins, Université Joseph Fourier Grenoble-1 : 304 p.

JOUD, D., 1997.– *Complexité morphogénétique, historique et écologique des écosystèmes forestiers "hydromorphes" des plateaux et terrasses du Bas-Dauphiné (Isère, France)*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université Joseph Fourier Grenoble-1 : 174 p.

PACHE, G., à paraître.– *Catalogue des types de stations forestières du massif de la Chartreuse et des chaînons calcaires du pays "Entre Jura-Savoie"*. Laboratoire Écosystèmes Alpins, Université Joseph Fourier Grenoble-1.

PACHE, G., AIME, S., MICHALET R., 1996.– A simple model for the study of the altitudinal rainfall gradient, applied in the tyrolian orographic complex. *Revue d'Ecologie Alpine*, 3: 13-20.

PAGNEY, P., 1988.– *Climats et cours d'eau*. Ed. Masson, Paris : 248 p.

TROSSET, L., 1978.– Évolution saisonnière dans trois sols forestiers à caractères hydromorphes du massif des Bauges. *Annales du Centre Universitaire de Savoie*, Sciences Naturelles, III : 149-174.

VIZIER, J.F., 1995.– Eléments pour l'établissement d'un référentiel pour les solums hydromorphes. *In* : BAIZE, D., GIRARD, J.-M., (Coord.), *Référentiel pédologique*. Eds. INRA-AFES, Paris : 295-311.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 95-98

LA PRODELPHINIDINE, RÉVÉLATEUR DE LA DIVERSITÉ DU GENÉVRIER NAIN
INCIDENCES BIOSYSTÉMATIQUES ET ÉCOLOGIQUES*

Philippe LEBRETON

Laboratoire de Biochimie Végétale, F-69622 Villeurbanne Cedex.

SUMMARY
(original scientific paper)

PRODELPHINIDIN, INDICATIVE OF THE DWARF JUNIPER DIVERSITY. BIOSYSTEMATICAL AND ECOLOGICAL IMPLICATIONS.
Prodelphinidin is both a genetic marker (its biosynthesis obeys Hardy-Weinberg's law) and an ecological molecule (complexing proteins). The variability of its content in several hundred specimens of Juniperus *aggr.* communis *L. shed a new light on the biogeographical evolution of this taxon and underlines the complexity of its role for plant, soil and animal communities.*

KEY WORDS: Prodelphinidin - Biodiversity - Dwarf juniper - Biogeography - Ecology.

RÉSUMÉ
(travail original)

La prodelphinidine est à la fois un marqueur génétique (sa biosynthèse obéit à la loi de HARDY-WEINBERG) et une molécule de relation (elle possède des propriétés antiprotéiques et tannantes). La diversité de sa distribution chez plusieurs centaines de spécimens de Juniperus *aggr.* communis *L. éclaire la biogéographie de ce taxon, et souligne la complexité de son rôle dans les communautés végétales, pédologiques et animales.*

MOTS CLÉS : Prodelphinidine - Biodiversité - Genévrier nain - Biogéographie - Écologie.

INTRODUCTION

À première vue, tout sépare les genévriers érigés des plaines et collines de France, et ceux, rampants, de l'étage alpin des Apennins, et la corrélation paraît excellente entre critères traditionnels et chimiotaxonomiques. Pourtant, si l'examen des types extrêmes plaide ainsi en faveur de la distinction spécifique des Genévriers "commun" et "nain", non seulement les formes de plaine et d'altitude sont reliées par un continuum biochimique mais une large dispersion des valeurs peut être observée entre individus contigus (BARBÉRO *et al.*, 1990). D'un terme à l'autre du complexe spécifique, on assiste à un phénomène de polymorphisme (FORD *sensu*) biochimique : tout se passe comme si la biosynthèse de la prodelphinidine était gouvernée par un système monogénique, avec deux allèles respectivement fort (D) et faible (d). Chaque population peut être caractérisée par une fréquence allélique p(D) obéissant à la loi binomiale de HARDY-WEINBERG (voir tableau). Des résultats analogues ont été obtenus chez *Juniperus oxycedrus* L. (LEBRETON *et al.*, 1991), généralisant le constat et autorisant sa formalisation biogénétique et systématique (LEBRETON, 1995). La prise en compte simultanée de la teneur relative en prodelphinidine et du taux d'hétérozygotie proanthocyanique permet alors de considérer le Genévrier commun pris au sens le plus large comme une espèce collective, regroupant trois taxons : *Juniperus communis* L. *sensu stricto*, *Juniperus hemisphaerica* Presl. et *Juniperus alpina* (SUTER) Celak, respectivement pauvre, moyennement riche, et riche en prodelphinidine foliaire.

* Manuscrit reçu le 10 octobre 1996; version révisée acceptée pour publication le 9 juin 1997.

Source : MNHN

IMPLICATIONS BIOSYSTÉMATIQUES ET BIOGÉOGRAPHIQUES

(partie plus particulièrement dédiée au Professeur Paul OZENDA)

Malgré le sectionnement un peu formel en trois taxons "spécifiques", la situation de terrain peut être plus complexe, comme dans les Alpes du Sud opposées aux Alpes du Nord, pôle du véritable "Genévrier nain". Une dérive à la baisse de la prodelphinidine est ainsi notée du nord au sud des Alpes franco-italiennes, qui témoigne d'une hybridation / introgression croissante par le génome *communis* : les valeurs s'affaiblissent progressivement, jusqu'à ne plus atteindre en moyenne que 49 % et 3,2 mg/g dans les Alpes-Maritimes ; corrélativement, il y a augmentation des taux d'hétérozygotie et d'hétérogénéité. D'un point de vue phytosociologique, il devient donc douteux que tous les genévriers nains alpestres soient à rattacher à une seule entité : si les peuplements des Alpes du Nord peuvent relever du *Juniperion nanae*, ceux hybridés et/ou introgressés des Alpes du Sud sont plutôt à rattacher à une alliance du *Junipero-Cytision* (cf. BARBÉRO & QUÉZEL, 1975 ; voir aussi OZENDA, 1985, p. 262).

Le même phénomène est notable d'est en ouest, les échantillons préalpins (Chartreuse, Vercors) présentant des teneurs affaiblies du même ordre de grandeur que ceux des Alpes Maritimes ; corrélativement, le port se modifie, devenant semi-érigé et buissonnant, le feuillage étant également plus piquant que dans les Alpes internes. La remarque est généralisable à toutes les populations "intermédiaires", à taux d'hétérozygotie élevé, supérieur à 30 %. Mais si les genévriers de Kabylie, depuis longtemps génétiquement isolés en situation "insulaire", méritent de se voir maintenus, comme le taxon type de Sicile, au rang d'espèce (ou de sous-espèce) autonome *hemisphaerica*, il serait erroné de qualifier de même les populations européennes, où le brassage introgressif est certainement toujours actuel et quasi permanent. Taxonomiquement, on peut réunir ces populations hybridogènes sous les vocables *Juniperus communis* x *intermedia* Schur., valable "pour toute cette série de formes ambiguës" (voir Breistoffer, 1963), ou *Juniperus intermedia* Sanio (voir GAUSSEN, 1968).

Si les genévriers médio-européens présentent des ports généralement en bon accord avec le diagnostic biochimique, il peut en être autrement ailleurs : en Scandinavie, à l'étage "alpin" (n = 12 ; 370-1 300 m), les individus nains ont un patron proanthocyanique proche de celui de leurs congénères érigés des plaines baltiques. Dans les montagnes circum-méditerranéennes, le port rampant est également trompeur, puisque la biochimie rattache ces populations au taxon *communis* (Pyrénées,

TABLEAU I.– Sectionnement biogéographique et taxonomique de diverses origines de *Juniperus* aggr. *communis* L. (sur des bases proanthocyaniques).

Biogeographical and taxonomic discrimination of several populations of Juniperus *aggr.* communis *L. (founded on proanthocyanic data).*

ZONE GÉOGRAPHIQUE **Taxon**	**ATLANTIQUE** *communis*	**MÉDIANE** *intermedia* et *hemisphaerica*	**ALPESTRE** *alpina*
1/ L.D. relatif (%)	< 25 %	25 % - 45 %	> 45 %
2/ Fréquence allélique p (D)	< 0,25	0,25 - 0,60	> 0,60
3/ L.D. absolu (mg/g)	< 1,1	1,1 - 3,0	> 3,0
4/ Taux hétérogénéité L.D.	–	–	–
	Scandinavie 24%/0,17/0,9/79%	**Jura** 41%/0,42/2,0/65%	**Alpes du Nord** 70%/0,94/5,0/32%
	Baltique 20%/0,00/0,6/33%	**Préalpes du Nord** 41%/0,54/1,9/79%	**Alpes moyennes** 63%/0,81/4,0/50%
	France moyenne 15%/0,02/0,3/67%	**Mézenc** 36%/0,35/1,3/69%	**Hautes-Alpes** 51%/0,62/3,5/71%
	France méditerranéenne 12%/0,07/0,3/133%	**Ventoux** 35%/0,36/1,2/75%	**Alpes-Maritimes** 49%/0,67/3,2/66%
	Pyrénées 25%/0,13/1,0/60%	**Préalpes du Sud** 28%/0,27/1,4/135%	**Montagne de Lure** 55%/0,79/3,3/55%
	Sierra Nevada 19%/0,15/0,9/122%	———	**Corse** 76%/0,98/3,6/25%
		Kabylie (Djurdjura) 42%/0,53/2,9/38%	**Apennins** 74%/0,91/7,0/40%

Note : le taux d'hétérogénéité en prodelphinidine est estimée par le coefficient de variation de sa teneur absolue (= rapport de l'écart-type à la moyenne). Les populations sont à considérer comme bien homogènes en dessous de 50 %, hétérogènes au-delà de 100 % , moyennement homogènes entre ces deux valeurs.

Source : MNHN

Sierra Nevada), sinon au taxon *intermedia* (Ventoux, Mézenc ; voir OZENDA, 1985, p. 44). La même dualité se retrouve dans les montagnes d'Amérique du Nord : taxon "*communis*" dans les Rocheuses (L.D. relatif = 7 (1) % ; L.D. absolu = 0,2 (0,1) mg/g ; n = 4), taxon plutôt "*alpina*" dans la chaîne des Cascades (L.D. = 52 % et 2,5 mg/g ; n = 1).

À l'inverse, les populations insulaires, ou péninsulaires, de Corse et des Apennins présentent des teneurs relatives en prodelphinidine aussi élevées que celles ayant permis de définir le taxon *alpina* dans les Alpes du Nord : 74 et 76 % *vs* 70 %. Mais si l'échantillon "Apennins" présente des teneurs **absolues** en proanthocyanidines égales et même supérieures à celles relevées dans les Alpes du Nord, il est loin d'en être de même des spécimens corses. L'absence locale du taxon *communis* s.s. est certainement à invoquer, qui a permis non seulement aux genévriers nains de Corse de descendre à des cotes inconnues partout ailleurs (à peine 1 100 m au col de Vizzavona, avec un port semi-rampant), mais d'évoluer à la baisse en prodelphinidine en l'absence de concurrence chimiogénétique.

Ainsi, la composition proanthocyanique des genévriers aciculaires des montagnes médio-européennes et méditerranéennes rend-elle compte implicitement des mouvements de migration ayant affecté les populations végétales lors des glaciations quaternaires (OZENDA, 1985, p. 46), sans que nous puissions dater les phénomènes sous-jacents. On peut être plus précis en ce qui concerne les relations éventuelles entre genévriers alpins (au sens écologique du terme) des Alpes et de Scandinavie, que leur port et leur habitat apparentent *a priori*. Dans ces conditions, il a semblé longtemps logique de considérer ces deux métapopulations comme le résultat des migrations post-glaciaires d'un même génome fondamental "thermophobe", partagé entre altitudes et latitudes élevées pour répondre à ses exigences thermiques : le Genévrier nain serait alors **une relicte arctico-alpine** (voir OZENDA, 1994, pp. 51-52 et 197). L'analyse biochimique est dépourvue de toute ambiguïté : la composition proanthocyanique des genévriers des montagnes scandinaves les rapproche non seulement de leurs congénères planitiaires baltiques et médio-européens, mais aussi de certaines populations méditerranéennes, planitiaires (Var) et même orophiles (Sierra Nevada), toutes à rattacher au taxon *communis* ! Le Genévrier "nain" n'est donc pas une entité arctico-alpine (LEBRETON & BAYET, 1994). Résultant de la combinaison de ces différents phénomènes spatio-temporels, la distribution actuelle du Genévrier "commun" amène donc à distinguer trois zones essentiellement latitudinales (cf. tableau) respectivement **atlantique** (de la Scandinavie à la Sierra Nevada), **intermédiaire** (Kabylie d'une part, Massif Central, Préalpes, Vosges, d'autre part) et **continentale** (Alpes internes, Apennins et Corse), bien recoupées au plan systématique.

INCIDENCES PÉDOLOGIQUES ET SYNÉCOLOGIQUES

(partie plus particulièrement dédiée au Professeur Bernard SOUCHIER)

Les tanins végétaux sont des oligo-polymères polyphénoliques présentant la propriété de bloquer, en les complexant, les liaisons peptidiques des protides. Le fait est particulièrement marqué pour ceux dérivés de la prodelphinidine et pour les tanins galliques et ellagiques, tous fondés sur la phényl-trihydroxylation. Molécule "génétique", la prodelphinidine est donc également une molécule "de relation", placée à l'interface génome / milieu et, comme telle, apte à intégrer les phénomènes d'évolution. Ce rôle peut s'exprimer à divers niveaux biologiques :

• **dans les sols**, l'inhibition des enzymes fongiques et bactériennes est fonction de la teneur en substances phénoliques des litières ; les tanins sont ainsi responsables du pouvoir bloquant de certaines litières (Éricacées, Cistacées) envers les processus de minéralisation de la matière organique, et des situations "paraclimaciques" résultantes. La comparaison des teneurs proanthocyaniques de diverses espèces ligneuses (cf. GALLET & LEBRETON, 1989) montre ainsi que si la composition en prodelphinidine de *J. communis* et *J. intermedia* reste du même ordre de grandeur - relativement faible - que chez les Pinacées, celle des populations *alpina* vient à hauteur des Éricacées et Cistacées. Néanmoins, le calcul ne prenant pas en compte les tannins galliques et/ou ellagiques (présents par ailleurs dans le genre *Quercus*, mais absents des Conifères), le pouvoir tannant réel des Dicotylédones évoquées dépasse encore celui des Genévriers nains les plus riches de ce point de vue.

Quoi qu'il en soit, on peut ainsi postuler que, du nord au sud de la chaîne alpestre, ou des Alpes internes vers les Préalpes, les humus de junipéraies s'adoucissent et voient s'accélérer les cycles biogènes. À plus grande échelle, il n'est pas exclu que la diversité proanthocyanique individuelle au sein des populations de genévriers (taux d'hétérogénité proanthocyanique, mesuré par le coefficient de variation de la teneur absolue en prodelphinidine) puisse induire une mosaïque pédologique telle qu'elle retentisse à son tour sur la diversité floristique des peuplements. Faible au sein des populations "pures" (Corse, Alpes du Nord, Kabylie, Baltique...), cette hétérogénéité est évidemment maximale dans les populations hybridées et / ou en situation biogéographique intermédiaire (Préalpes, Alpes du Sud).

• **pour les organismes**, non seulement les tanins foliaires, par interaction gustative avec les muqueuses (= astringence), constituent un processus de dissuasion des herbivores (voir LEBRETON, 1982), mais ceux ayant pu nonobstant franchir la cavité buccale interfèrent négativement avec les processus de digestion, soit en séquestrant les pro-

Source : MNHN

téines des aliments, soit en inhibant les enzymes digestives de l'hôte, d'où diminution de la valeur alimentaire. A priori, les genévriers nains du nord des Alpes et ceux des Apennins doivent présenter une moindre appétence pour les brouteurs; plus au sud il peut en être autrement, d'autant que s'accroissent les différences inter-individuelles au sein de ces populations hybridées (cf. à nouveau Préalpes et Alpes du Sud). PFEFFER & SETTIMO (comm. verb.) rapportent qu'à l'étage alpin du Mercantour, chamois et bouquetins effectuent un tri dans les peuplements de genévriers nains, ce qui pose manifestement la question des défenses végétales. En Corse, où la teneur absolue en prodelphinidine est moins élevée et l'amplitude écologique plus forte que sur le continent, la situation peut être éventuellement mise en relation avec le nombre plus faible de brouteurs (Chamois, Chevreuil, Bouquetin et Marmotte sont absents).

Là aussi, mais indirectement via le brouteur, la prodelphinidine est donc à même de moduler, même au second ordre, la biodiversité floristique du tapis végétal occupé par les genévriers. Mais il convient de faire intervenir d'autres types de défense, telles que le port et l'habitus, pour mieux appréhender les tactiques défensives des individus et des peuplements. Ainsi, est-ce parce qu'ils sont riches en prodelphinidine que les genévriers alpins de Savoie peuvent être nains et peu piquants ? Est-ce parce qu'ils sont piquants et érigés que les genévriers de plaine peuvent se permettre d'être pauvres en tanins (d'autant que la biosynthèse de la lignine bénéficie alors de l'économie des précurseurs phényl-propanoïdes faite au niveau des proanthocyanidines) ?

Une hiérarchie des différentes armes, chimiques et mécaniques, mériterait être appréciée, car elle débouche sur les relations phylogénétiques des divers taxons. Accordant valeur primitive aux fortes teneurs en prodelphinidine, nous avons avancé l'hypothèse (*in* BARBÉRO *et al.*, 1990, p. 28) d'un taxon archaïque alpin, et **alpien**, rampant et peu piquant, morphologiquement vulnérable mais chimiquement protégé. De là, l'acquisition des caractères "piquant" et/ou "érigé" se serait accompagnée d'une réduction de l'allocation d'énergie accordée aux tanins, d'où dérive à la baisse de la prodelphinidine, accroissant la biodiversité intra- puis inter-populationnelle, et conduisant enfin (endémisme, effet fondateur) à l'apparition de taxons plus (*communis*) ou moins (*hemisphaerica / intermedia*) autonomes, conquérants potentiels de nouveaux milieux.

CONCLUSIONS

Sur la base de cette approche biochimique, il est patent que les genévriers reconnus comme "nains" sur le terrain ne peuvent plus tenir le rôle univoque longtemps et trop souvent accordé à un taxon désormais reconnu polymorphe :

- du point de vue **biogéographique** : sont mis en cause les gradients de végétation en Europe occidentale, les migrations glaciaires et les recolonisations postglaciaires, les phénomènes d'insularité;

- du point de vue **phytosociologique** : si les peuplements à genévriers nains des Alpes du Nord peuvent relever du *Juniperion nanae*, ceux des Alpes du Sud sont plutôt à rattacher à une alliance du *Junipero-Cytision*;

- du point de vue **pédologique** : des litières d'aiguilles de *Juniperus alpina* présenteront des teneurs élevées en tanins proanthocyaniques, comparables à celles de certaines Éricacées, tandis que le feuillage du vrai *Juniperus communis* fournira un humus à plus faible pouvoir bloquant;

- du point de vue **synécologique** enfin : dans les Alpes du Sud, deux genévriers aux teneurs en prodelphinidine astringente différant d'un facteur 10 ne répondront pas de la même manière à la pression des Herbivores.

Ainsi, au-delà des apparences classiques de l'habitus et de l'habitat, la biodiversité flavonique du "Genévrier nain" révèle-t-elle la complexité d'un taxon dont il convenait de connaître la structure génétique et l'histoire, pour mieux comprendre ses rôles au sein des biocénoses et des écosystèmes.

BIBLIOGRAPHIE

BARBERO, M., BAYET, Ch., HAMMOUD, A., LARACINE-PITTET, Cl. & LEBRETON, Ph., 1990.– Diversité biologique du Genévrier commun, espèce collective flavoniquement polymorphe. Vol. jubil. Prof. QUEZEL. *Ecol. mediterr.*, 16 : 13-39.

BREISTOFFER, M., 1963.– Flore abrégée du Diois *in* C.R. 89e session Soc. Bot. Fr. 1962.– *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 110 : 50-51.

GALLET, Ch. & LEBRETON, Ph., 1989.– Profils phytochimiques au sein d'une pessière d'altitude. *Acta biol. mont.*, IX : 143-152.

GAUSSEN, H., 1968.– Les Cupressacées *in* Les Gymnospermes actuelles et fossiles, X, *Labo. Forest. Fac. Sci. Toulouse*, 326 p.

LEBRETON, Ph., 1982.– Tanins *ou* Alcaloïdes : deux tactiques phytochimiques de dissuasion des Herbivores. *Rev. Ecol.* (*Terre et Vie*), 36 : 539-572.

LEBRETON, Ph., 1995.– Genetics and Biodiversity of Flavonoids in Conifers. Actes Symposium "*Population genetics and genetic conservation of forest trees*", Carcans-Maubuisson : 41-54.

LEBRETON, Ph. & BAYET, Ch., 1994.– Le Genévrier nain **n'**est **pas** un taxon arctico-alpin, preuves biochimiques à l'appui. C.R. Coll. Ecol. Biogéogr. Alp., La Thuile. *Rev. Valdot. Hist. Nat.*, Suppl. 48 : 395-398.

LEBRETON, Ph., BAYET, Ch. & MURACCIOLE, M., 1991.– Le statut systématique du Genévrier oxycèdre *Juniperus oxycedrus* L. (Cupressacées) : une contribution d'ordre biochimique et biométrique. *Lazaroa*, 12 : 21-42.

OZENDA, P., 1985.– *La Végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard méditerranéen.* Masson, Paris : 344 p.

OZENDA, P., 1994- *Végétation du Continent européen.* Delachaux et Niestlé, Lausanne et Paris : 271 p.

QUEZEL, P. & BARBERO, M., 1989.– Les formations à genévriers rampants du Djurdjura (Algérie). Leur signification écologique, dynamique et syntaxinomique dans une approche globale des cédraies kabyles. *Lazaroa*, 11 : 85-99.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 99-104

SYNTHÈSE PHYTOÉCOLOGIQUE DES FORÊTS DE L'ARC ALPIN*

Richard MICHALET, Gérard CADEL, Didier JOUD, Gilles PACHE,
Guy PAUTOU & Lucien RICHARD

Laboratoire Ecosystèmes Alpins, Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier
B.P. 53, 38041 Grenoble Cedex 9 (richard.michalet@ujf-grenoble.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

PHYTOECOLOGICAL SYNTHESIS OF THE ALPINE CHAIN FORESTS.
4900 phytosociological forest releves of the alpine chain are analysed with CA and CBO. This synthesis allows to confirm first the scheme of the alpine chain unicity (OZENDA, 1985), based on both the climatic opposition between the external and inner Alps and the vegetation belt concept. An important floristic divergence appears secondly between the central-eastern alpine forests and the south-western one. The nitrogen availability and the soil porosity, seem to be the main ecological factors to explain this divergence and they are paterned by temperature and seasonal rainfall distribution.

KEY WORDS: Forests - Soils - Alps - CA - Continentality - Aridity.

RÉSUMÉ
(travail original)

4900 relevés phytosociologiques de forêts de l'arc alpin sont traités par analyse factorielle des correspondances et classification en boules optimisées. Cette synthèse permet en premier lieu de confirmer le schéma d'unicité de l'arc alpin d'OZENDA (1985), construit à la fois sur l'opposition climatique existant entre les Alpes externes et les Alpes internes et sur la notion d'étage de végétation. Il apparaît en second plan une divergence floristique importante entre les forêts des Alpes centro-orientales et celles des Alpes sud-occidentales. Les facteurs écologiques à l'origine de cette différenciation, qualité de la nutrition azotée et porosité des sols, apparaissent comme étant étroitement dépendants de la température et de la distribution saisonnière des précipitations.

MOTS CLÉS : Forêts - Sols - Alpes, AFC - Continentalité - Aridité.

INTRODUCTION

Dans les Alpes les premiers travaux d'envergure sur les formations forestières ont été réalisés par des phytosociologues, essentiellement dans les secteurs central et oriental de l'arc alpin (BRAUN-BLANQUET *et al.*, 1954 ; KUOCH, 1954). Dans les Alpes occidentales, les auteurs (BARTOLI, 1966 ; GENSAC, 1967 ; FAURE, 1968...), de par leur approche plus phytoécologique, ont généralement rattaché les groupements forestiers décrits aux associations des Alpes centrales et orientales. C'est seulement dans les Alpes maritimes que quelques nouvelles associations ont été proposées par BARBÉRO & BONO (1970) et LACOSTE (1972). Les synthèses phytoécologiques des forêts de l'arc alpin ont été avant tout de nature biogéographique, s'appuyant sur la répartition des essences dominantes et donc des séries de végétation (RICHARD & PAUTOU, 1982 ; OZENDA, 1985). MAYER (1974) a précisé quant-à-lui la répartition des associations forestières pour le secteur limité des Alpes centrales.

De par l'importance accordée aux essences dominantes, OZENDA (1985) a surtout insisté sur l'unicité du système alpin, basé sur deux critères essentiels, l'étagement de la végétation en relation avec l'altitude et le concept de continentalité (abordée à l'aide de la pluviométrie annuelle) opposant les Alpes externes aux Alpes internes. Les divergences floristiques existant entre les différents secteurs des Alpes, du sud-ouest au nord-est, apparaissent nettement en

* Manuscrit reçu le 7 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 1er août 1998.

Source : MNHN

second plan, les associations végétales étant souvent les mêmes (*cf.* plus haut). La raréfaction de certains groupements fondamentaux, tels que le *Piceetum montanum* Br.-Bl. 46 vers le sud-ouest est expliquée par des facteurs climatiques mais surtout par la chorologie et donc l'histoire des migrations post-glaciaires.

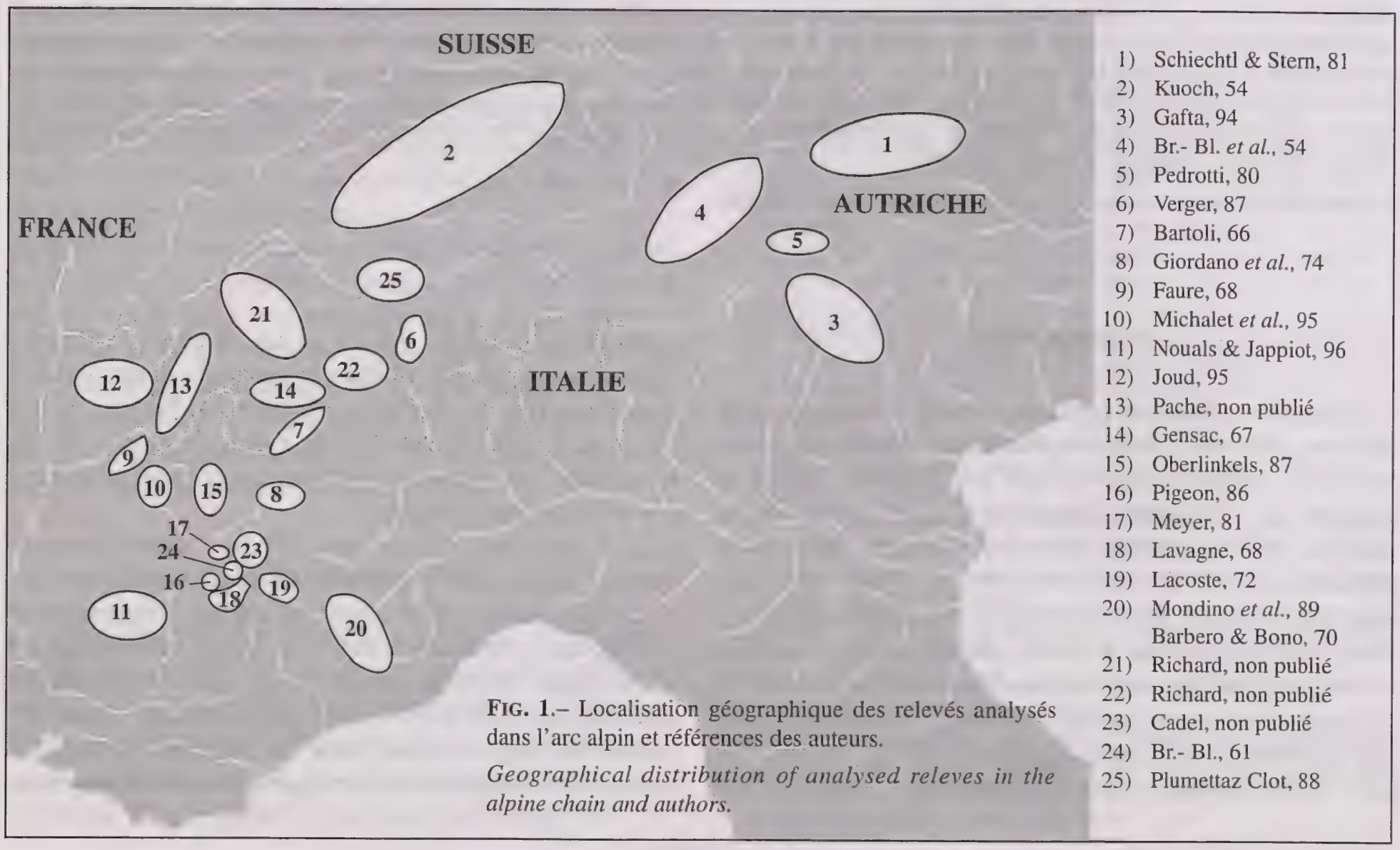
PACHE *et al.* (1996a) ont montré, par une approche saisonnière de la continentalité hydrique, qu'il existait des différences climatiques très importantes entre les divers secteurs géographiques de l'arc alpin et qu'elles pouvaient expliquer, avec les facteurs anthropiques, l'essentiel des divergences observées au niveau des essences dominantes. Notre travail, qui consiste en une comparaison de relevés floristiques complets, a pour but, d'une part, de préciser l'étendue des divergences floristiques existant entre les groupements forestiers des alpes centro-orientales et ceux des Alpes sud-occidentales et d'autre part, de rechercher la part des facteurs climatiques et pédoclimatiques dans cette différenciation.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Pour effectuer cette comparaison, nous avons utilisé 4900 relevés phytosociologiques provenant de divers secteurs bioclimatiques de l'arc alpin (FIG. 1). Si l'échantillonnage est certes moins important dans les Alpes Centrales et Orientales, l'essentiel des formations végétales de ce secteur climatique est néanmoins pris en compte, grâce notamment aux travaux essentiels de KUOCH (1954) et BRAUN-BLANQUET *et al.* (1954). La plupart des relevés sont issus de publications mais nous avons néanmoins inclus des relevés inédits, ceux de CADEL pour le Briançonnais, de RICHARD pour la Haute-Savoie, de PACHE (à paraître) pour la Chartreuse et de PAUTOU, CADEL & GIREL, pour le bassin de Bourg d'Oisans (*cf.* PAUTOU *et al.*, 1991). Les relevés ont été traités en Analyse Factorielle des Correspondances puis regroupés en 78 unités par Classification en Boules Optimisées (FLAMENBAUM, *et al.*, 1978) à l'aide du logiciel "Anaphyto" (BRIANE, 1991). L'AFC a été effectuée en abondance-dominance avec élimination préalable des espèces de fréquence inférieure à 10, de par l'importance du nombre de relevés. Ces 78 unités ont été rattachées syntaxonomiquement, dans la plupart des cas, selon la nomenclature proposée par RAMEAU (*in* RAMEAU *et al.*, 1993). Quelques nouvelles propositions, ne pouvant pas bien sûr être explicitées ici faute de place, sont simplement indiquées entre guillemets dans la figure 2.

RÉSULTATS ET INTERPRÉTATIONS

La faiblesse des taux d'inertie des axes de l'AFC (3.04, 2.84, 2.14, 1.34, 1.26) est bien sûr due à l'important nombre de relevés. Par ailleurs la distribution de ces valeurs n'étant pas excessivement répartie sur les 3 premiers axes, l'interprétation écologique des axes 4 et 5 est encore possible.



1) Schiechtl & Stern, 81
2) Kuoch, 54
3) Gafta, 94
4) Br.- Bl. *et al.*, 54
5) Pedrotti, 80
6) Verger, 87
7) Bartoli, 66
8) Giordano *et al.*, 74
9) Faure, 68
10) Michalet *et al.*, 95
11) Nouals & Jappiot, 96
12) Joud, 95
13) Pache, non publié
14) Gensac, 67
15) Oberlinkels, 87
16) Pigeon, 86
17) Meyer, 81
18) Lavagne, 68
19) Lacoste, 72
20) Mondino *et al.*, 89
Barbero & Bono, 70
21) Richard, non publié
22) Richard, non publié
23) Cadel, non publié
24) Br.- Bl., 61
25) Plumettaz Clot, 88

FIG. 1.– Localisation géographique des relevés analysés dans l'arc alpin et références des auteurs.

Geographical distribution of analysed releves in the alpine chain and authors.

Source : MNHN

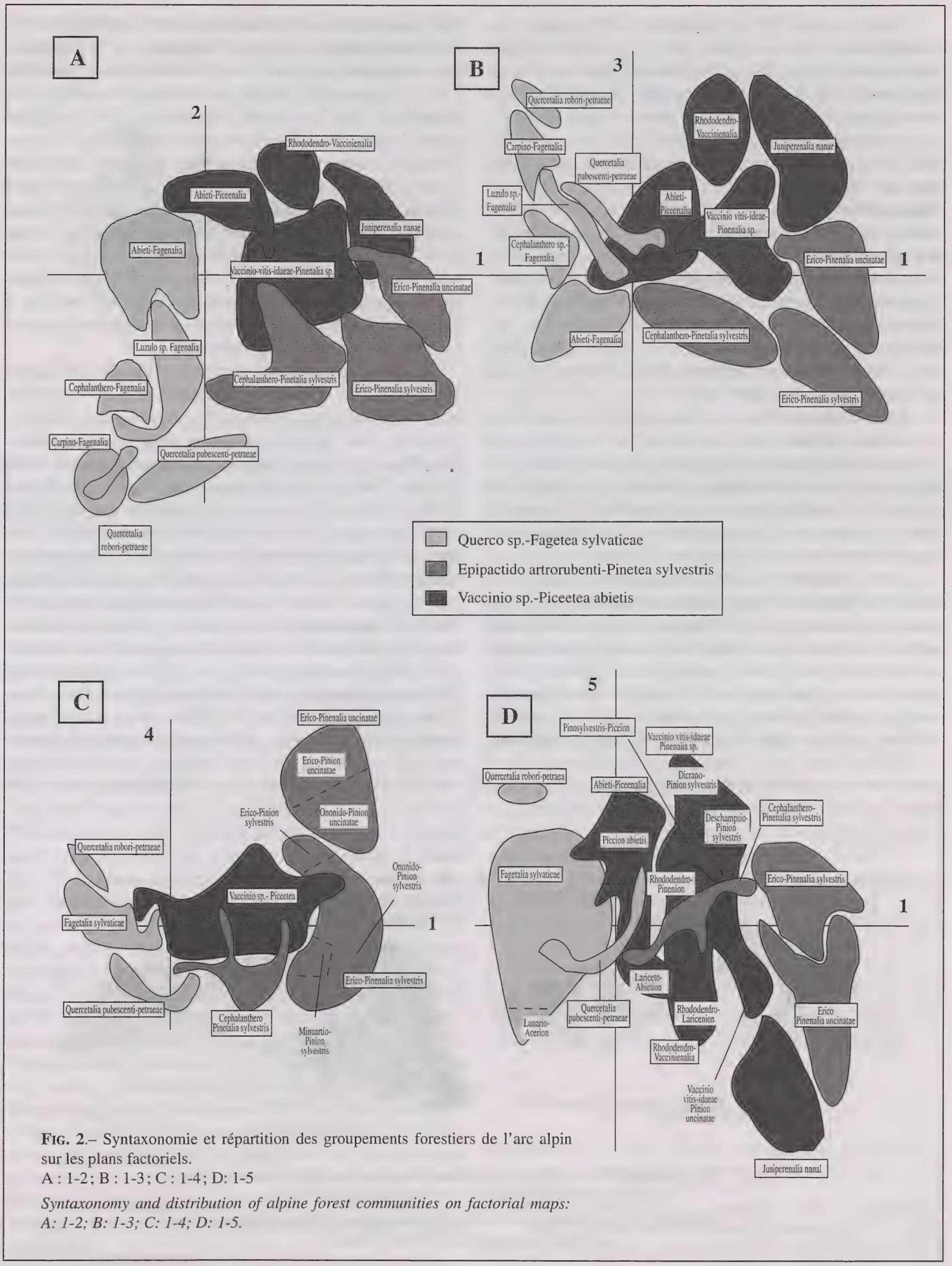


FIG. 2.– Syntaxonomie et répartition des groupements forestiers de l'arc alpin sur les plans factoriels.
A : 1-2 ; B : 1-3 ; C : 1-4 ; D: 1-5

Syntaxonomy and distribution of alpine forest communities on factorial maps: A: 1-2; B: 1-3; C: 1-4; D: 1-5.

Source : MNHN

L'axe 1 oppose (FIG. 2 A), dans sa partie négative, les formations à feuillus des *Querco-Fagetea* avec des espèces contribuantes telles que *Fagus sylvatica*, *Asperula odorata*, *Hedera helix*, à, dans sa partie positive, les pinèdes à pin sylvestre et pin à crochets avec comme espèces contribuantes *Erica herbacea*, *Carex humilis* et *Ononis rotundifolia*. Il s'agit donc d'un axe d'**humidité atmosphérique**, opposant les groupements des Alpes externes à ceux des Alpes internes, et ce pour l'ensemble de la chaîne alpine, comme on peut l'observer sur la figure 3. Plus précisément il s'agit de l'humidité interne des formations forestières, dépendantes du rayonnement global mais aussi du degré de fermeture du couvert. En effet certains groupements localisés dans les Alpes externes mais à couvert très faible pour des raisons édaphiques, tels que le *Sphagno-Mugetum* Kuoch 54 des tourbières de Suisse, se trouvent localisés du côté positif de l'axe 1 (FIG. 3 A).

L'axe 2 oppose (FIG. 2 A), dans sa partie négative, les formations collinéennes dominées par les chênes, le charme, le châtaignier ou le pin sylvestre, aux, dans sa partie positive, formations subalpines dominées par l'épicéa, le pin cembro, le mélèze, voire le pin à crochets. Il s'agit donc d'un axe thermique, intégrant la **longueur de la saison végétative** et représentatif des étages de végétation.

L'axe 3 oppose (FIG. 2 B), dans sa partie négative, les hêtraies et érablaies à hautes herbes neutrophiles du montagnard supérieur externe (axe 1 négatif) et les pinèdes de pin sylvestre calcicoles du collinéen et du montagnard interne (axe 1 positif), aux, dans sa partie positive, chênaies acidiphiles externes (axe 1 négatif) et cembraies subalpines acidiphiles à rhododendron ferrugineux internes et intermédiaires. Il s'agit donc d'un axe de **nutrition minérale** dépendant du degré d'altération des sols. Sa signification est clairement édaphoclimatique, l'étagement de la végétation mis en évidence sur l'axe 2 étant conforme du coté positif de l'axe 1, en atmosphère sèche mais totalement inversé du coté négatif de l'axe 1, en atmosphère humide. En atmosphère sèche l'acidification des sols ne peut se réaliser qu'à l'étage subalpin, le drainage climatique étant nettement insuffisant à basse altitude (CADEL, 1980), alors qu'en atmosphère humide l'altération est déjà suffisamment intense à l'étage collinéen non seulement de par l'intensité de la pluviomètrie mais surtout étant donné l'âge beaucoup plus important des sols (JOUD & MICHALET, 1994). Par ailleurs le colluvionnement s'accentuant avec l'altitude en climat très humide, il s'oppose à l'acidification et les sols s'eutrophisent, comme c'est le cas sous les mégaphorbiaies.

L'axe 4 différencie essentiellement (FIG. 2 C) les formations des Alpes internes et intermédiaires (axe 1 positif), avec comme espèces contribuantes, dans sa partie négative *Larix decidua*, *Quercus pubescens*, *Brachypodium pinnatum*, *Pinus sylvestris* et *Juniperus communis* et dans sa partie positive, *Pinus uncinata*, *Sesleria caerulea*, *Erica herbacea*, *Polygala chamaebuxus* et *Arctostaphylos uva-ursi*. Ceci révèle une opposition entre des formations pionnières postpastorales et des formations forestières plus climaciques, car moins anthropisées, de par leurs caractéristiques édaphiques peu favorables (forte pierrosité et nutrition azotée déficiente). Ce **gradient d'anthropisation** est corrélé à la position géographique des vallées internes concernées. L'anthropisation est plus accentuée dans les Alpes sud-occidentales (Briançonnais) où les conditions thermiques sont plus favorables au pastoralisme ou à la culture que dans les Alpes internes centro-orientales, plus froides. L'altération des sols

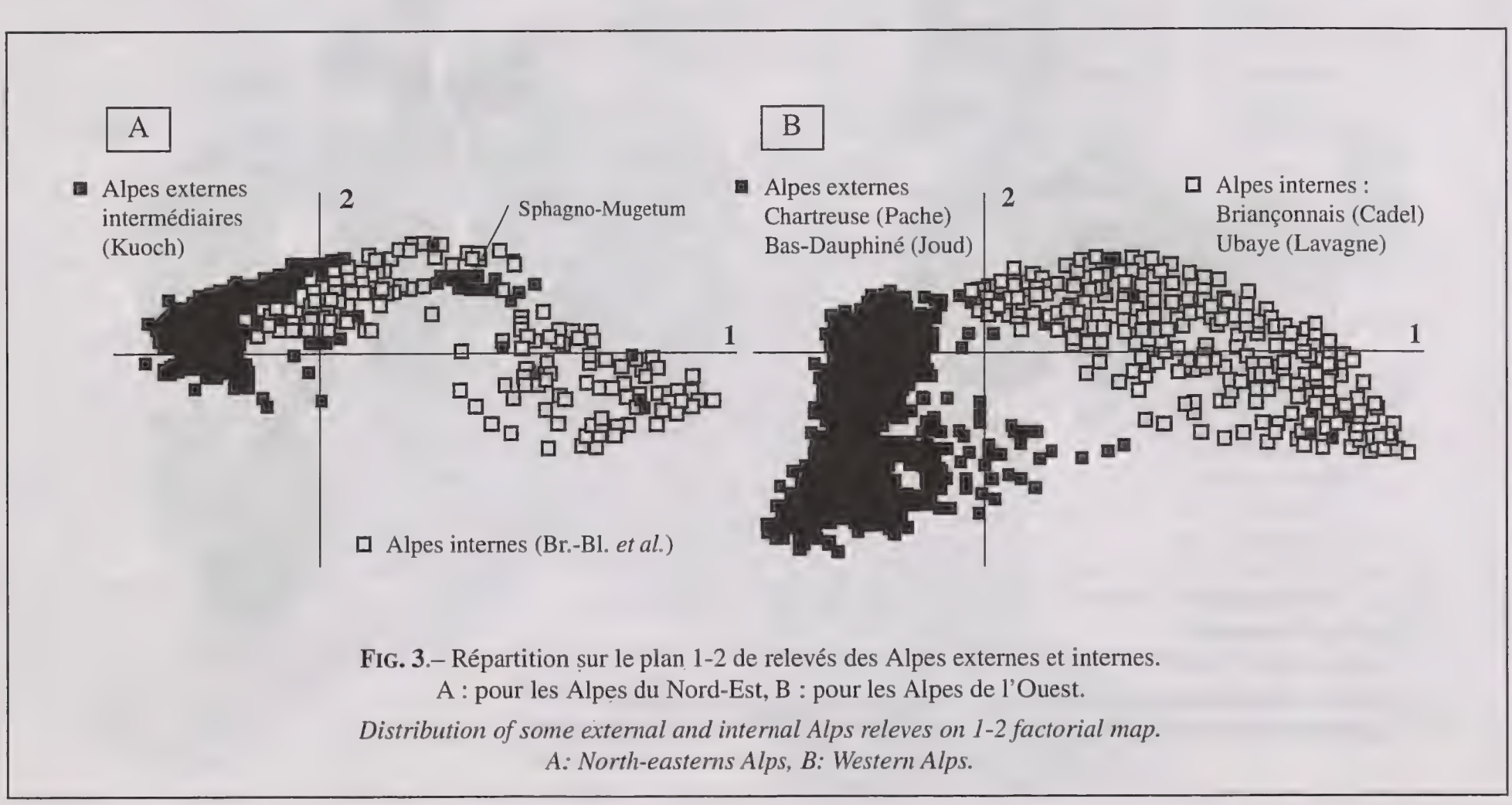


FIG. 3.– Répartition sur le plan 1-2 de relevés des Alpes externes et internes.
A : pour les Alpes du Nord-Est, B : pour les Alpes de l'Ouest.

Distribution of some external and internal Alps releves on 1-2 factorial map.
A: North-easterns Alps, B: Western Alps.

Source : MNHN

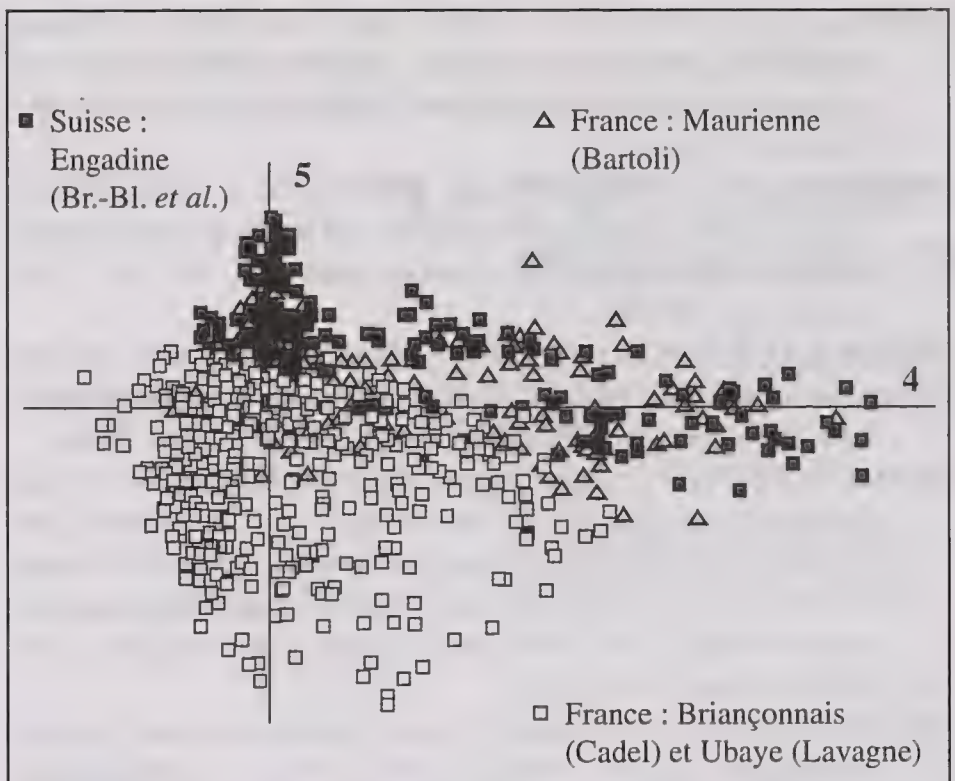


FIG. 4.– Répartition sur le plan 4-5 de relevés des Alpes internes.

Distribution of some internal Alps releves on 4-5 factorial map.

et donc leur teneur en éléments fins et leur utilisation étant dépendantes des conditions thermiques, la signification de cet axe est encore édaphoclimatique.

L'axe 5 oppose, dans sa partie négative (FIG. 2 D) des formations riches en espèces de sols poreux à forte activité biologique telles que *Acer pseudoplatanus*, *Tilia platyphyllos*, *Mercurialis perennis* (axe 1 négatif), *Larix decidua*, *Festuca rubra*, *Poa alpina* et *Pulsatilla alpina* (axe 1 positif), à celles contenant des espèces de sols asphyxiants et/ou peu actifs (espèces dites acidiphiles) telles que *Pteridium aquilinum*, *Blechnum spicant*, *Dryopteris dilatata*, *Picea abies* (axe 1 négatif), *Molinia caerulea*, *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Melampyrum pratense* (axe 1 positif). Il s'agit donc d'un axe d'**activité biologique et de porosité des sols**. La corrélation avec la situation géographique (FIG. 4) est encore plus significative que pour l'axe 4. Dans les Alpes centro-orientales, c'est la continentalité thermique qui détermine l'installation des forêts résineuses intermédiaires ou internes (PACHE *et al.* 1996b), alors que l'été est encore bien arrosé (régime pluviométrique de type continental) ; en climat froid et à été humide, l'ETP est faible et l'hydromorphie peut persiter dans les sols et freiner (avec les basses températures) l'activité biologique des humus. Dans les Alpes sud-occidentales l'ETP est nettement plus élevée, étant donné la hausse des températures et le creux estival des précipitations (régime pluviométrique de type océanique à subméditerranéen) ; l'hydromorphie est absente des sols poreux des formations internes et intermédiaires et l'activité biologique est ainsi beaucoup plus importante.

CONCLUSIONS

Comme c'est le cas pour toutes les AFC, il est clair que les interprétations proposées ne sont que des hypothèses, s'appuyant sur des recherches quantitatives, climatiques ou édaphiques, citées plus haut. Il n'est pas possible en effet d'effectuer une analyse cannonique, incluant des variables écologiques, sur 4 900 relevés. De telles analyses sont actuellement en cours, sur un nombre nettement réduit de relevés. Néanmoins la rigueur apportée par ce type d'analyse ne peut pas, selon nous remplacer l'intérêt d'une telle synthèse, les deux approches étant complémentaires.

Cette synthèse nous permet en premier lieu de confirmer la validité du système alpin, proposé par OZENDA (1985) et s'appuyant sur deux critères fondamentaux, la notion d'étage de végétation (axe 2) et l'opposition existant entre les Alpes externes et les Alpes internes (axe 1). Les deux facteurs à l'origine de cette différenciation biologique, qui sont essentiellement de nature climatique mais également dépendants des structures forestières, conditionnent par ailleurs l'altération et l'acidification des sols (axe 3). La disponibilité des éléments minéraux pour les plantes, apparaît comme étant plus dépendante de ces conditions climatiques que du type de roche mère, carbonatée ou silicatée.

Il apparaît au second plan, surtout dans les Alpes internes et intermédiaires, une opposition très nette entre les Alpes centro-orientales et sud-occidentales. Elle est essentiellement déterminée par la température et la répartition saisonnière des précipitations, mais est enregistrée par les végétaux par la qualité de la nutrition azotée, dépendante de l'activité biologique des humus (axe 5). Ces facteurs édaphoclimatiques ont des conséquences importantes sur l'utilisation des sols et l'anthropisation des forêts (axe 4). Cette différenciation biologique mise en évidence par les axes 4 et 5 de notre analyse est suffisamment intense pour créer des coupures syntaxonomiques du niveau de l'alliance, absentes de la nomenclature actuelle.

Le concept de continentalité intraalpine, à l'origine de l'unicité du système alpin d'OZENDA (1985), a minimisé la complexité des variations climatiques, donc l'hétérogénéité écologique et biologique des formations internes et intermédiaires. Il existe en effet une certaine convergence floristique entre ces formations résineuses, mise en évidence par l'axe 1, mais si elle est due au nord et à l'est à une réelle continentalité, elle est liée au sud et à l'ouest à l'aridité estivale.

BIBLIOGRAPHIE

BARBERO, M. & BONO, G.,1970.– Les sapinières des Alpes maritimes, de l'Authion à la Ligurie et de la Stura au Tanaro. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel*, 43 : 140-168.

BARTOLI, Ch., 1966.– Études écologiques sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. *Ann. Sci. Forest.*, 23, 3 : 433-749.

BRAUN-BLANQUET, J., PALLMANN, H. & BACH, R., 1954.–

Source : MNHN

Pflanzensoziologische und Bodenkundliche Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark und seine Nachbergebieten II. *Ergebn. Wissenschaftl. Untersuchungen des Schweiz. Nationalparks.* Bd. IV : 1-199.

BRAUN-BLANQUET, J., 1961.– *Die inneralpine Trockenvegetation.* Gustav Fischer Verlag, Stuttgart : 273 p.

BRIANE, J. P., 1991.– *Le traitement des données phytosociologiques sur microordinateurs compatibles IBM-PC. Manuel d'utilisation du logiciel ANAPHYTO.* Laboratoire de Systématique et d'Écologie Végétales, Université de Paris XI : 29 p.

CADEL, G., 1980.– Séries de végétation et sols du subalpin Briançonnais sur roches mères silico-alumineuses. Comparaison avec la Maurienne et la Tarentaise. *Sci. Sol. AFES*, 4 : 249-264.

FLAMENBAUM, G., THIERRY, J. & BENZECRI, J.-P., 1978.– Agrégation en boules de rayon fixe et centres optimisés (boules optimisées). *Cahier de l'Analyse des Données*, 3 : 357-375.

FAURE, Ch., 1968.– Feuille de Vif (XXXII-35). *Doc. Carte Végét. Alpes*, 6 : 7-70.

GAFTA, D., 1994.– Tipologia, Sinecologia e Sincorologia delle Abietine nelle Alpi del Trentino. *Braun-Blanquetia*, Camerino. 12 : 1-69.

GENSAC, P., 1967.– *Les forêts d'épicéa de Tarentaise.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Grenoble : 139 p.

GIORDANO, A., MONDINO, G. P., PALENZONA, M., ROTA, L. & SALANDIN, R., 1974.– Ecologia ed utilizzazioni prevedibili dela Valla di Susa. *Annali dell'Instituto Sperimentale per la Selvicoltura*, Arezzo, 5 : 83-196.

JOUD, D. & MICHALET, R., 1994.– Approches phytoécologiques et phytosociologiques : Application aux formations forestières acidiphiles de l'étage collinéen du Piémont Nord-Ouest Alpin. *23 Coll. Phytosoc. : Large Area Vegetation Surveys*, Bailleul : 437-460.

JOUD, D., 1995.– *Catalogue des types de stations forestières des régions : Bas-Dauphiné et Avant-Pays Savoyard.* Laboratoire Écosystèmes Alpins, Université Joseph Fourier, Grenoble : 304 p.

KUOCH, R., 1954.– Wälder der Schweizer Alpen im verbreitungsgebiet der Weißtanne. *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswesen*, Zürich, 30, S. : 133-314.

LACOSTE, A., 1972.– *La végétation de l'étage subalpin du bassin supérieur de la Tinée (Alpes maritimes). Application de l'analyse multidimentionnelle aux données floristiques et écologiques.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Paris Sud, Orsay : 295 p.

LAVAGNE, A., 1968.– *La végétation forestière de l'Ubaye et des pays de Vars.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Marseille : 434 p.

MAYER, H., 1974.– *Wälder des Ostalpenraumes.* Fischer, Stuttgart : 344 p.

MEYER, D., 1981.– *La végétation des vallées de Vallouise, du Fournel et de la Biaysse (Pelvoux oriental, Hautes-Alpes).* Thèse 3e cycle, Université d'Aix-Marseille I : 176 p.

MICHALET, R., PETETIN, A. & SOUCHIER, B., 1995.– *Catalogue détaillé des stations forestières du Sud-Isère (Alpes françaises).* Laboratoire Ecosystèmes Alpins, Université Joseph Fourier, Grenoble : 346 p.

MONDINO, G. P., NOSENZO, A., DOTTA, A. & CERUTTI, T., 1989.– Studio ecologico e biometrico del bosco da seme di larice delle Navette (Briga Alta, Cuneo). *Ann. Fac. Sci. Agr. Univ. Torino*, 15 : 193-304.

NOUALS, D. & JAPPIOT, M., 1996.– *Les stations forestières des plateaux et monts de Vaucluse et des versants sud des montagnes de Lure et du Ventoux.* CEMAGREF d'Aix en Provence : 286 p.

OBERLINKELS, M., 1987.– *Etude phyto-écologique des vallées occidentales du massif des Ecrins. Typologie forestière et productivité de la forêt du Perrier (Valbonnais). Intérêt des sapinières et des pessières pour une zonation biogéographique des Alpes Dauphinoises.* Thèse de 3e cycle, Université Sci. Tech. Méd. de Grenoble : 123 p.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen.* Masson, Paris : 330 p. + 1 carte couleur.

PACHE, G., MICHALET, R. & AIME, S., 1996a.– A seasonal application of the GAMS (1932) method, modified MICHALET (1991) : the exemple of the distribution of some important forest species in the Alps. *Diss. Bot.* 258, J. Cramer, Stuttgart : 31-54.

PACHE, G., AIME, S. & MICHALET, R., 1996b.– A simple model for the study of the altitudinal rainfall gradient, applied in the Tyrolian orographic complex. *Rev. Ecol. Alpine*, Grenoble, 3 : 13-20.

PAUTOU, G., CADEL, G. & GIREL, J., 1991.– Le bassin de Bourg d'Oisans, carrefour phytogéographique des Alpes. *Rev. Ecol. Alpine*, 1 : 23-44.

PEDROTTI, F., 1980.– *Guida all'escursione della Società Botanica Italiana in Val d'Adige e nel Parco Nazionale dello Stelvio*, Instituto di Botanica dell'Università di Camerino, Italia : 69 p.

PIGEON, V., 1986 : *Pré-étude phytoécologique de l'Embrunais : étude stationnelle des forêts de Boscodon et de Crots.* ENGREF, Nancy : 149 p.

PLUMETTAZ CLOT, A. C., 1988.– *Phyto-Écologie des pinèdes valaisannes et contribution à la taxonomie du genre* Pinus. Thèse de Doctorat de l'Université de Lausanne : 202 p.

RAMEAU, J. C., MANSION, D. & DUME, G., 1993.– *Flore forestière française. Guide écologique illustré. 2 : Montagnes.* IDF, Minist. Agr. et de la Forêt : 2421 p.

RICHARD, L. & PAUTOU, G., 1982.– *Alpes du Nord et Jura méridional. Notice détaillée des feuilles d'Annecy et de Grenoble.* CNRS, Paris : 316 p.

SCHIECHTL, H.M. & STERN, R., 1981.– Die Zirbe (*Pinus cembra* L.) in den Ostalpen. *Angew. Pflanzensociol.* Vienna, 23: 1-79.

VERGER, J.-P., 1987.– *Végétation et pédogénèse sur roches vertes et gneiss acide dans une séquence altitudinale montagnard-alpin en Val d'Aoste (Italie). Essai de synthèse écologique.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Grenoble : 228 p.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 105-110

LA CARTOGRAPHIE GÉOBOTANIQUE DES BIOTOPES DU TRENTIN (ITALIE)*

Franco PEDROTTI

Dipartimento di Botanica ed Ecologia, Università degli Studi
Via Pontoni 5, 62032 Camerino, Italie (pedrotti@camserv.unicam.it)

SUMMARY
(original scientific paper)

GEOBOTANICAL MAPPING OF BIOTOPES OF TRENTINO (ITALY).
The Autonomous Province of Trento has established in Trentino (central Alps) 68 "protected biotopes" or small nature reserves, which contain mostly aquatic environments, but also terrestrial ones. A research program, including study of the vegetation, has been planned to provide scientific information about the biotopes. For each biotope, the following geobotanical maps, with a scale of 1: 2,880, have been compiled: phytosociological map of the real and potential vegetation, map of the dynamical tendencies of the vegetation and integrated phytosociological map. The present work examines the relationships between the different types of mapping, according to an original scheme designed by the Author. The maps produced have permitted the establishment of the management plan for the biotopes.

KEY WORDS: Biotopes - Trentino - Geobotanical mapping - Dynamical tendencies of vegetation - Real vegetation - Potential vegetation - Conservancy management.

RÉSUMÉ
(travail original)

La Province Autonome de Trente a institué dans le Trentin (Alpes centrales) 68 "biotopes protégés" ou petites réserves naturelles, qui comprennent surtout des milieux aquatiques mais aussi terrestres. Pour leur connaissance scientifique, on a mis au point un programme de recherches qui comprend aussi l'étude de la végétation. Dans chaque biotope, on a dressé les cartes géobotaniques suivantes à l'échelle du 1: 2880 : cartes phytosociologiques de la végétation réelle et potentielle, carte des tendances dynamiques de la végétation, carte phytosociologique intégrée. Les rapports existant entre les différents types de cartes sont examinés en faisant référence à un schéma original de l'auteur. Les cartes obtenues permettent de rédiger le plan d'aménagement des biotopes sur une base strictement scientifique.

MOTS CLÉS : Biotopes - Trentin - Cartographie géobotanique - Tendances dynamiques de la végétation - Végétation réelle - Végétation potentielle - Gestion conservatoire.

INTRODUCTION

En 1986, la Province Autonome de Trente a institué dans le Trentin (Alpes centrales) 68 "biotopes protégés" (CAVAGNA *et al.*, 1990), qui correspondent à de petites réserves naturelles ou microréserves, selon le Conseil de l'Europe; il s'agit de localités de petite étendue, de quelques dizaines à quelques centaines d'hectares, comprenant surtout des milieux aquatiques comme des tourbières, marécages, prairies humides et petits lacs, mais aussi des milieux terrestres.

Pour la connaissance scientifique des biotopes et pour leur aménagement, on a mis au point un programme de recherches impliquant l'étude de la flore et de la végétation. Dans chaque biotope qui, selon la loi de la Province Autonome de Trente, est un site naturel à protéger, on a fait l'inventaire de la flore, en mettant en évidence les espèces rares et endémiques et leur distribution dans le biotope. On a identifié et relevé toutes les associations végétales, en prenant en considération aussi les tendances dynamiques, les séries et la végétation potentielle; dans le même temps, on a réalisé une cartographie à grande échelle de la végétation.

* Manuscrit reçu le 12 novembre 1996; version révisée acceptée pour publication le 23 octobre 1997.

Source : MNHN

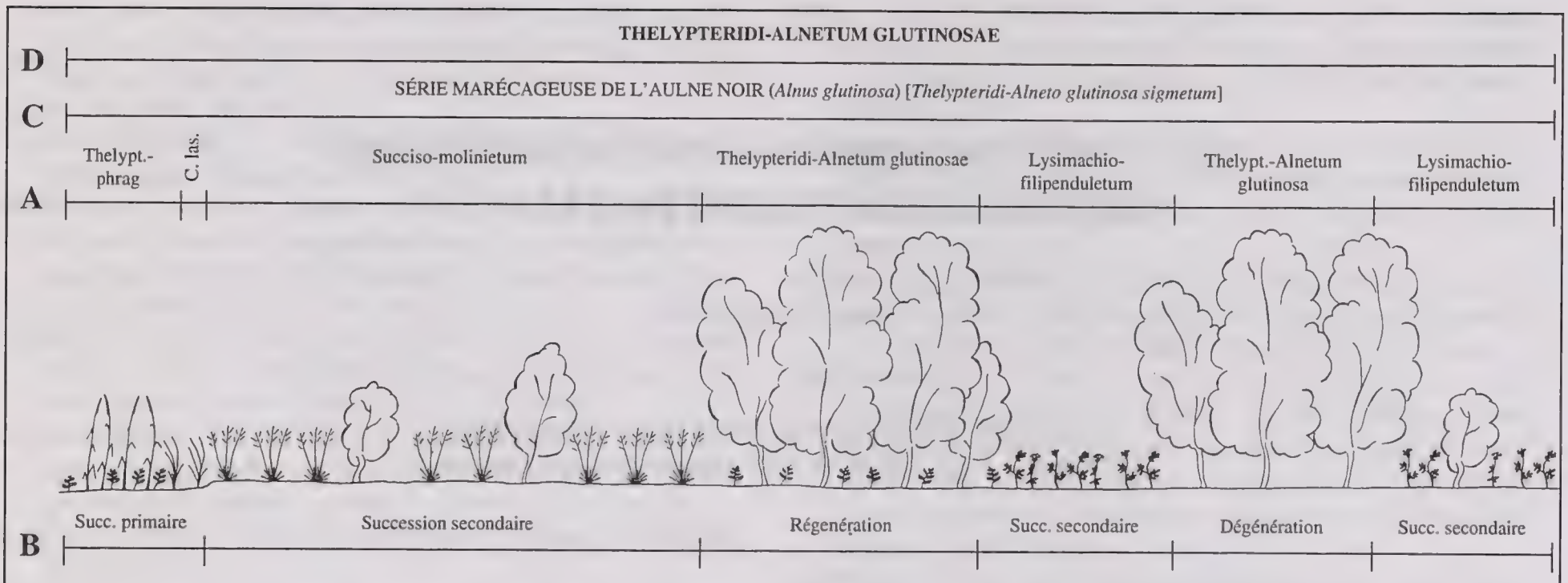


FIG. 1.– Profil de la végétation du biotope "Lac de Levico" (Trentin) : A - associations végétales ; B - tendances dynamiques de la végétation ; C - séries de végétation ; D - végétation potentielle.

Transect of vegetation of biotope "Lago di Levico" (Trentino): A - plant associations; B - dynamical tendencies of vegetation; C - vegetation series; D - potential vegetation.

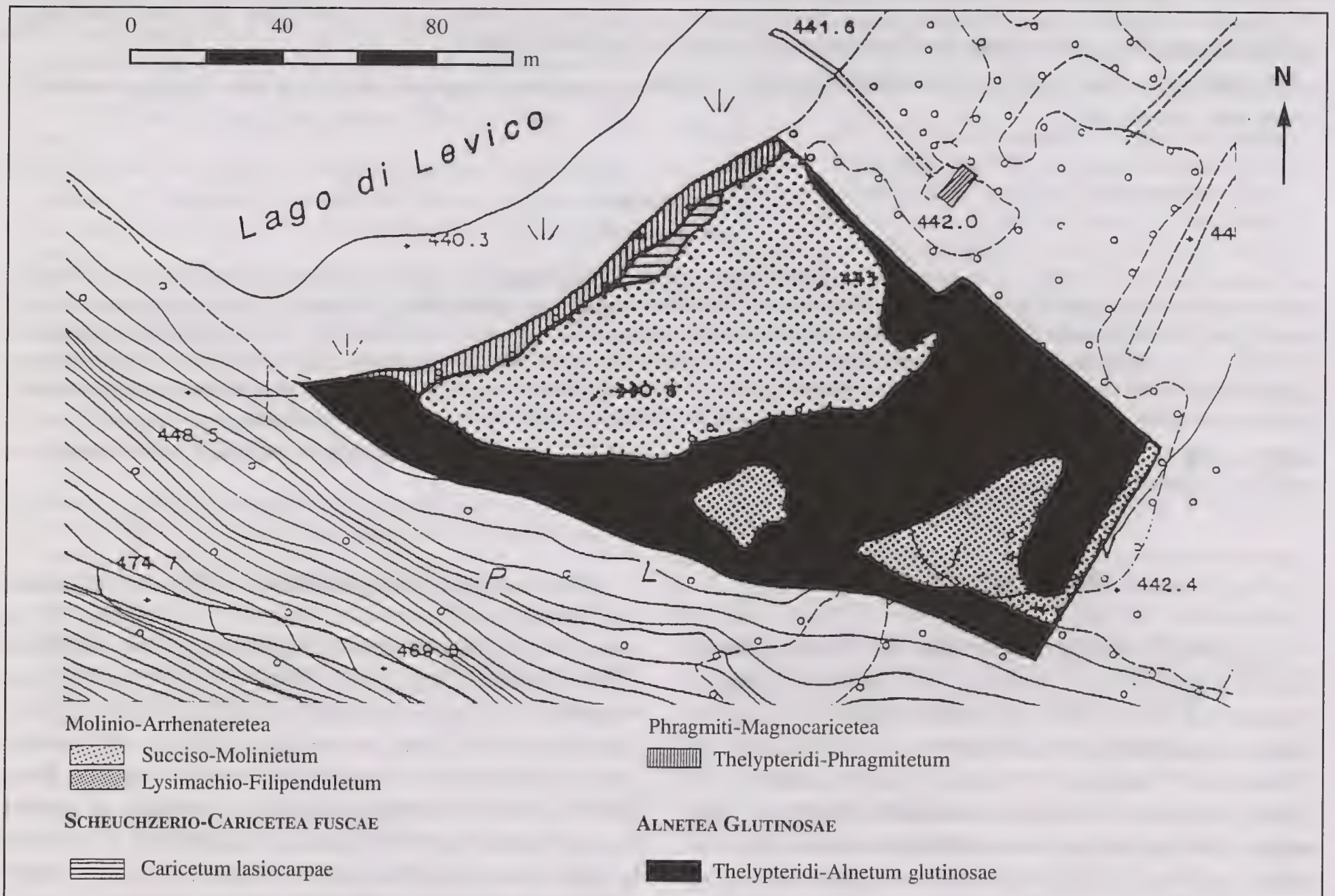


FIG. 2.– Carte phytosociologique de la végétation réelle.

Physociological map of real vegetation.

Source : MNHN

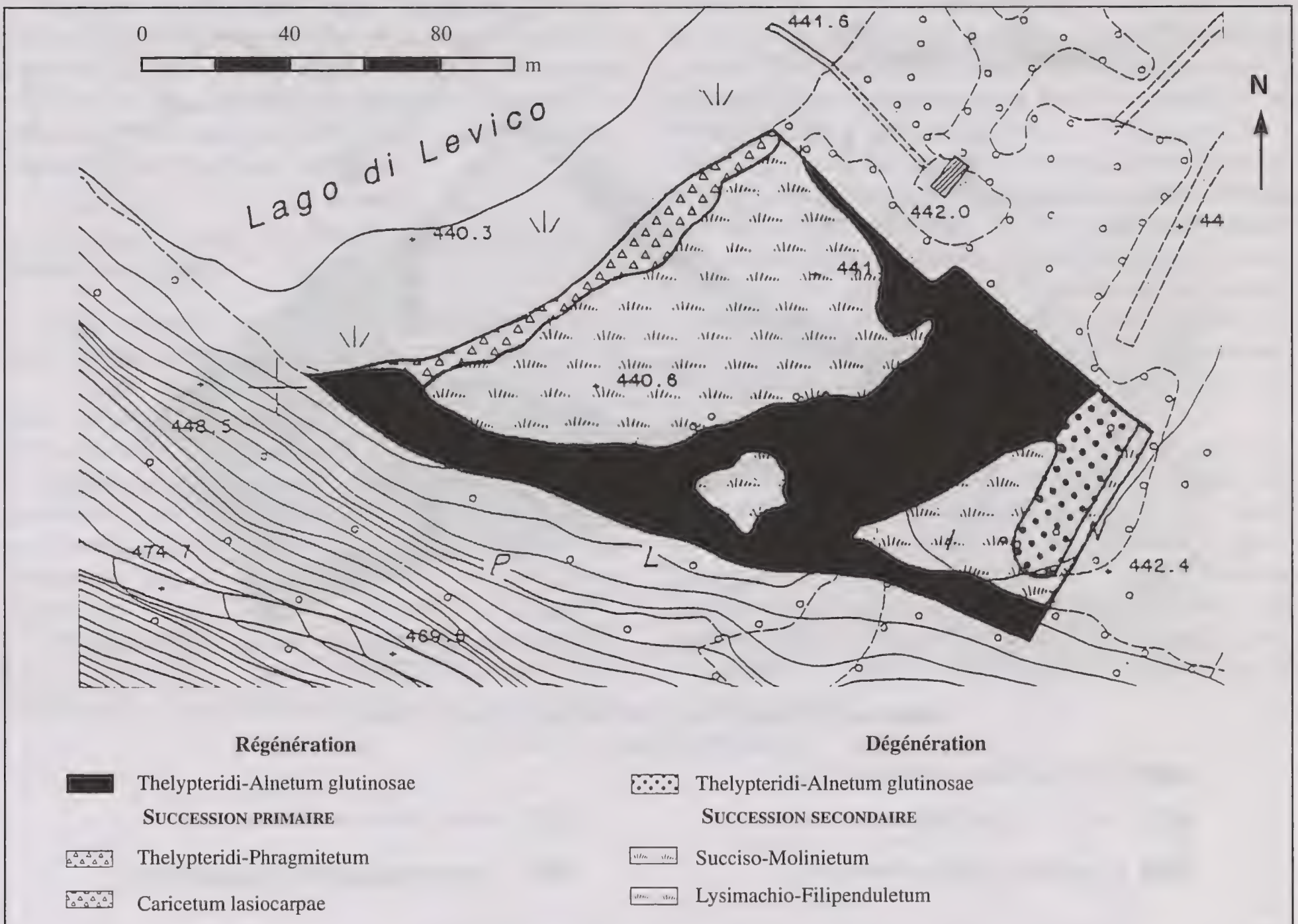


FIG. 3.– Carte des tendances dynamiques de la végétation.
Map of dynamical tendencies of vegetation.

CARTOGRAPHIE DE LA VÉGÉTATION

Dans chaque biotope, on a relevé quatre cartes géobotaniques à l'échelle 1: 2880, conformément à l'échelle des cartes cadastrales du Trentin; pour les relevés de terrain, on disposait des photos aériennes en couleur et d'une carte topographique à l'échelle 1: 2880, réalisée expressément dans ce but.

Les cartes suivantes ont été relevées: carte phytosociologique de la végétation réelle (BRAUN-BLANQUET, 1964), carte des tendances dynamiques de la végétation (FALINSKI et PEDROTTI, 1990), carte phytosociologique intégrée ou des séries de végétation (RIVAS MARTINEZ, 1985), correspondant à la carte géosynphytosociologique (GÉHU, 1987), carte de la végétation potentielle (TÜXEN, 1956).

Exemple du biotope protégé du "Lac de Levico"

Flore et végétation.– La description des différents types de cartes est présentée à propos du biotope protégé "Lac de Levico", un lac eutrophe qui se trouve à 440 m d'altitude et qui fait partie du bassin versant de la rivière Brenta en Valsugana, dans le Trentin; le biotope s'étend dans la plaine alluviale en aval du lac (PEDROTTI, 1995).

Dans le biotope se trouve un fragment résiduel de forêt marécageuse à aulne glutineux, qui appartient à l'association *Thelypteridi-Alnetum glutinosae* KLIKA 1940.

On y trouve aussi des prairies humides comme la moliniaie (*Succiso-Molinietum* (KOWACS, 1962) Soo 1969) et la mégaphorbiaie (*Lysimachio-Filipenduletum* BALATOVA-TULACKOVA, 1978); les prairies tourbeuses-marécageuses sont représentées par la magnocariçaie (*Caricetum lasiocarpae* Oswald 1923 em. DIERSSEN 1982). Dans le biotope se trouve aussi une roselière sur sol tourbeux (*Thelypteridi-Phragmitetum* KUIPER, 1957).

La mégaphorbiaie et la moliniaie se développent dans les clairières de l'aulnaie marécageuse, la magnocariçaie et la roselière le long des rives du lac, comme on peut l'observer sur le profil de végétation de la figure 1.

Source : MNHN

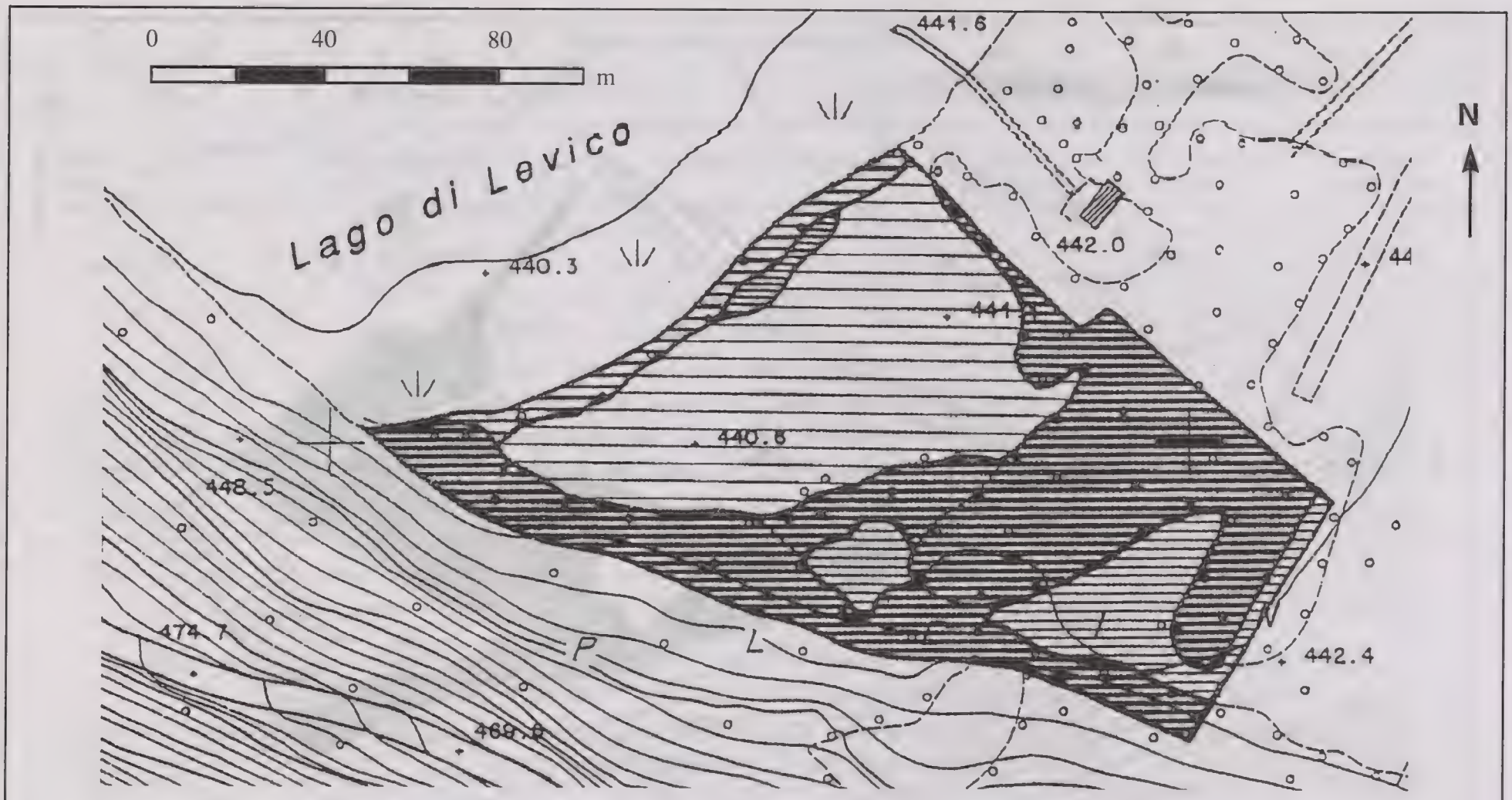


FIG. 4.– Carte phytosociologique intégrée.
Phytosociological integrated map.

Dans la flore caractéristique du biotope, il faut signaler *Liparis loeselii* (L.) L.C. Rich., *Epipactis palustris* (Miller) Crantz, *Carex lasiocarpa* Ehrh., *Thelypteris palustris* Schott, *Succisa pratensis* Moench, *Scutellaria galericulata* L., *Peucedanum palustre* (L.) Moench, *Iris pseudacorus* L., *Poa palustris* L., *Cirsium palustre* (L.) Scop.

Le biotope protégé "Lac de Levico" a été institué pour la conservation d'un milieu très rare et en voie de disparition dans le Trentin et même dans toute l'Italie et, par conséquent, digne d'être sauvegardé.

DESCRIPTION DES CARTES DE VÉGÉTATION

La carte phytosociologique de la végétation réelle ou naturelle actuelle prend en considération les associations végétales et leur distribution dans l'espace (FIG. 2); elle exprime la différenciation primaire de la végétation dans les milieux naturels et la différenciation secondaire de la végétation dans les milieux soumis à l'action de l'homme. Dans ces cartes, chaque association est représentée en employant des couleurs différentes, selon les affinités systématiques (alliance, ordre et classe d'appartenance).

La carte des tendances dynamiques de la végétation représente l'état dynamique de la végétation à un moment déterminé, en intégrant les processus écologiques qui se manifestent dans la végétation, telles que la fluctuation, les successions primaires et secondaires, la régression, la dégénération et la régénération (FIG. 3).

La carte phytosociologique intégrée (ou géosynphytosociologique) concerne les sigmeta ou séries de végétation, chacune d'entre elles étant développée dans une unité territoriale homogène (FIG. 4); cette carte exprime le lien de type dynamique qui unit les associations formant la série et représente, par conséquent, la différenciation spatio-temporelle de la végétation. Chaque série de végétation est représentée, sur la carte, avec la même couleur mais avec des tonalités différentes pour les différentes associations, plus foncée pour l'association tête de la série et plus claire pour les autres associations.

Source : MNHN

La carte de la végétation potentielle exprime, par contre, la différenciation primaire de la végétation, due à la combinaison du climat, du substrat et de l'orographie (FIG. 5); elle peut être réalisée seulement en partant des données fournies par les autres types de cartes géobotaniques décrites précédemment.

RAPPORTS EXISTANT ENTRE LES DIFFÉRENTS TYPES DE CARTES

Sur le schéma de la figure 1, on peut observer les rapports existant entre les différents types de cartes décrites ici.

Le point de départ est la carte phytosociologique clasique, avec les différentes associations végétales telles qu'on les observe au moment du relevé (végétation réelle ou végétation naturelle actuelle); dans le biotope, il y a cinq associations qui appartiennent aux classes de végétation suivantes: *Molinio-Arrhenatheretea*, *Phragmiti-Magnocaricetea*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* et *Alnetea glutinosae.*

Pour chaque association, on a noté ses tendances dynamiques. Autrefois coupé et donc réduit à un taillis, *Thelypteridi-Alnetum glutinosae* est aujourd'hui en voie de régénération; cependant, dans le biotope, on trouve aussi une partie de cette association soumise à une dégénération, à cause du creusement de canaux de drainage, ce qui a entraîné la disparition des espèces les plus exigeantes et le développement d'espèces appartenant à l'alliance *Alno-Ulmion*. Les prairies humides des associations *Succiso-Molinietum* et *Lysimachio-Filipenduletum*, surtout développées dans les endroits où l'on a coupé la forêt marécageuse, sont progressivement envahies de jeunes plantes de *Alnus glutinosa*, en conséquence de l'abandon de la fauche. Finalement, les prairies marécageuses de l'association *Caricetum lasiocarpae* et la roselière du *Thelypteridi-Phragmitetum* se sont développées le long de la rive du lac par une succession primaire.

La carte phytosociologique intégrée groupe les associations dans les séries de végétation; dans le biotope étudié, il y a une seule série, la série marécageuse de l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa*) ou *Thelypteridi-Alneto glutinosae* sigmetum. Les associations des prairies humides (*Succiso-Molinietum* et *Lysimachio-Filipenduletum*), des prairies marécageuses (*Caricetum lasiocarpae*) et des roselières (*Thelypteridi-Phragmitetum*) appartiennent à cette même série.

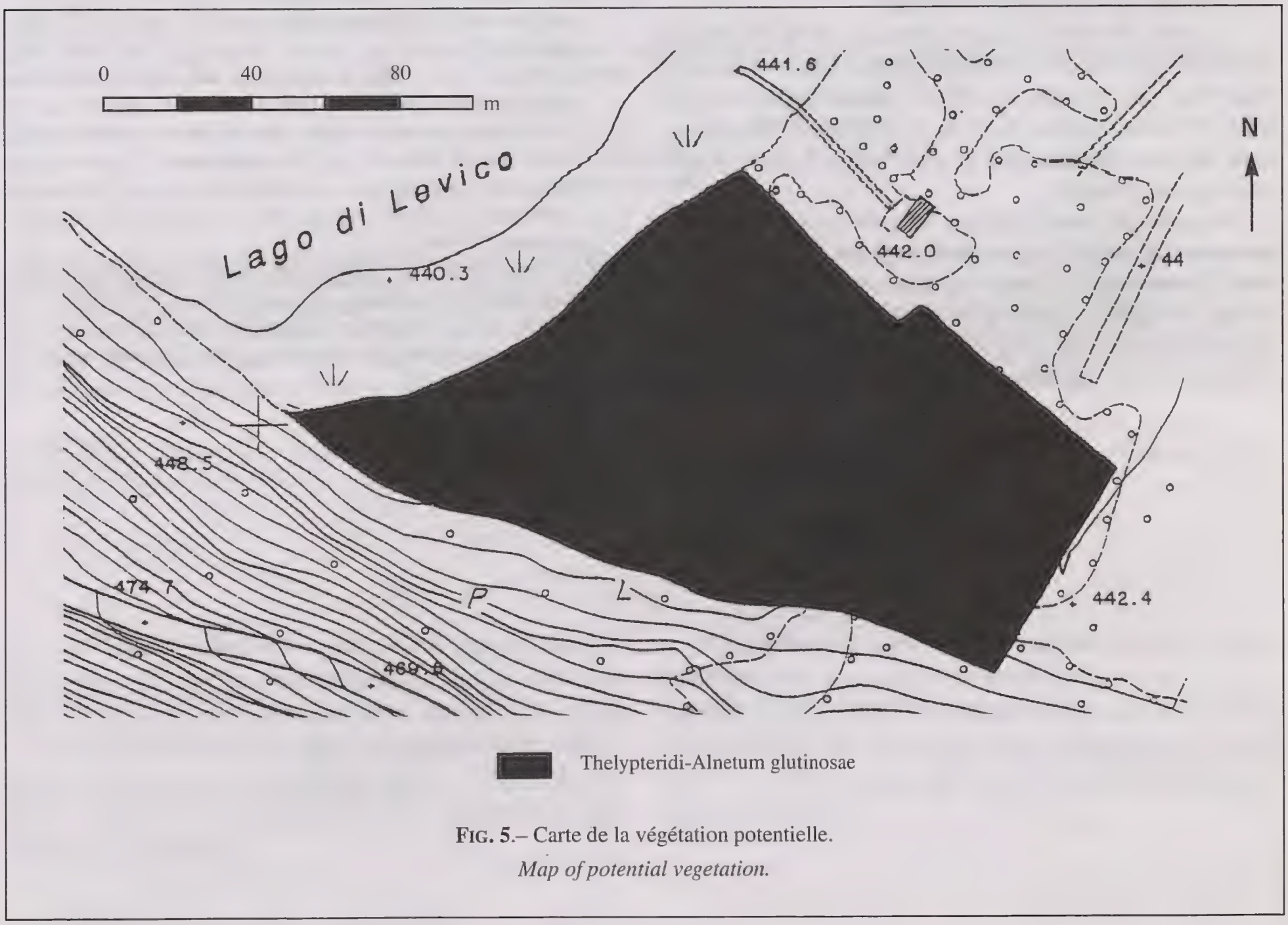


FIG. 5.– Carte de la végétation potentielle.
Map of potential vegetation.

Source : MNHN

L'association la plus complexe est l'association forestière de l'aulnaie marécageuse, le *Thelypteridi-Alnetum glutinosae,* qui correspond à la tête de la série ou climax; elle représente donc la végétation potentielle de tout le territoire du biotope (végétation potentielle azonale).

Les unités cartographiques sont toujours les mêmes dans les cartes phytosociologique et phytosociologique intégrées, tandis que, dans la carte des tendances dynamiques, il y a des différences par rapport aux cartes précédentes, dues au fait que la même association peut être soumise à une évolution différente selon l'action plus ou moins intense de l'homme. La végétation potentielle, par contre, est toujours la même dans l'ensemble du site, en raison de son uniformité environnementale, qui est une plaine alluviale.

Les unités cartographiques expriment les différentes caractéristiques de la végétation, selon le type de carte; la carte qui contient le maximum d'informations est évidemment la carte phytosociologique intégrée.

CONCLUSIONS

La carte phytosociologique de la végétation réelle constitue un inventaire des ressources botaniques et de la biodiversité au niveau coenotique; elle est la base pour toute autre recherche, théorique ou appliquée.

La carte des tendances dynamiques de la végétation représente aussi l'état de synanthropisation des associations végétales; par conséquent, elle est particulièrement utile pour l'évaluation de la qualité de la végétation. Elle permet aussi de passer facilement à la rédaction de la carte phytosociologique intégrée.

La carte phytosociologique intégrée exprime le déterminisme climatique et géomorphologique des sigmeta; on peut dire aussi qu'elle donne un aperçu de la biodiversité au niveau paysager ou géosynphytosociologique. Étant donné que cette carte résume dans un seul document tant les caractéristiques de la végétation réelle que celles de la végétation potentielle, les possibilités de son utilisation sont plus vastes, parce qu'elle permet la représentation du patrimoine végétal dans sa perspective dynamique.

La carte de la végétation potentielle montre les associations les plus complexes du biotope, c'est à dire celles qui représentent le climax, mais elle possède une signification mineure par rapport à la carte phytosociologique intégrée.

Les quatre documents cartographiques décrits ici possèdent donc une signification particulière et chacun d'eux offre la possibilité de connaître des caractéristiques différentes mais complémentaires de la végétation. Ils ont permis de rédiger le plan d'aménagement des biotopes protégés du Trentin sur une base strictement scientifique.

BIBLIOGRAPHIE

BRAUN-BLANQUET, J., 1964.– *Pflanzensoziologie*. Springer, Berlin, Wien, New York: 865 p.

CAVAGNA, S., CIAN, S., TONINA C., 1990.– *Repertorio dei biotopi tutelati*. Provincia Autonoma Trento, Servizio Parchi Foreste Demaniali, Trento: 62 p.

FALINSKI, J.B., PEDROTTI F., 1990.– The vegetation and dynamical tendencies in the vegetation of Bosco Quarto, Promontorio del Gargano, Italy. *Braun-Blanquetia*, 5: 1-31.

GEHU, J.M., 1987.– Des complexes de groupements végétaux à la phytosociologie paysagère contemporaine. *Inform. Bot. Ital.*, 18(1-2-3): 53 - 83.

PEDROTTI, F., 1995.– Flora e vegetazione del Lago di Levico con particolare riferimento al biotopo Canneto di Levico. *In*: Commissione scientifica studio valorizzazione ripristino naturalistico biotopi rilevante interesse ambientale, *Progetto per la tutela e la valorizzazione del biotopo di interesse provinciale "Canneto di Levico"*. Trento, P.A.T. - Servizio parchi foreste demaniali: 29 -69.

RIVAS MARTINEZ, S., 1985.– Biogeografia y vegetaciòn. *Real Academia Ciencias Exactas, Fisicas y Naturales* : 1-103.

TÜXEN, R., 1956.– Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. *Angewandte Pflanzensoz. Stolzenau/Weser*, 13.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 111-115

LES RELATIONS SOLS-VÉGÉTATIONS EN HAUTE-UBAYE ET QUEYRAS

À L'ÉTAGE ALPIN, SUR SCHISTES LUSTRÉS *(1)

Philippe REYNIER

Résidence Rond Point, Bât. B, rue E. Triolet, F-13008 Marseille.

SUMMARY
(review paper)

THE RELATIONSHIPS BETWEEN SOILS AND VEGETATIONS IN HAUTE-UBAYE AND QUEYRAS (FRANCE) AT THE ALPINE LEVEL, ON SCHISTES LUSTRÉS

In Ubaye and Queyras, the alpine zone has an original climate, with reduced precipitations and nebulosity; it causes intensification of microclimatics contrasts and stops single-climax évolution. On wind-blow crests, brown "humo-ferriques" soils prevail, with fersiallitic tendancy in the lower limits of alpine zones, saturated on calcareous rocks and Schistes lustrés, more acidophilous on silicated rocks, under vegetations with original associations. In valley and more protected zones, the calcium influence remains on Schistes lustrés (stagnogleys or brown mesotroph soils).

KEY WORDS: Alpine zone - Reduced pluviosity - Ecosystems of wind blow crests or valleys - Brown soils - Stanogleys - Humo-ferriques soils.

RÉSUMÉ
(article de synthèse)

*En Haute-Ubaye et Queyras, les précipitations estivales et la nébulosité sont les plus réduites de toutes les Alpes françaises, provoquant à l'étage alpin un renforcement des contrastes stationnels qui freinent l'évolution habituelle des écosystèmes et leur confère une grande originalité. Deux tendances s'observent alors : Dans les vallons et les combes, les sols sont des sols bruns ou des stagnogleys mésotrophes sur matériaux carbonatés, et l'influence toujours présente du calcium y est exceptionnelle pour les Alpes. Sur les crêtes, les sols sont bruns "humo-ferriques", à tendance fersiallitique à l'alpin inférieur, (toujours saturés sur Schistes lustrés, plus acidifiés sur roches siliceuses), sous des groupements végétaux originaux (*Poaetum violaceae *Nov ass,* Festucetum halleri *Nov s-ass.)*

MOTS CLÉS : Étage alpin - Faible pluviosité - Écosystèmes de vallons (nivaux), de crêtes (thermiques) - Sols bruns - Stagnogley - Sols bruns humo-ferriques.

A l'étage alpin de Haute Ubaye et de Queyras, les précipitations estivales les plus parcimonieuses de toutes les Alpes Françaises et la moindre nébulosité de l'air provoquent un renforcement des effets thermiques (avec notamment l'allongement de la période végétative à plus de 100 jours à 2 400 m d'altitude) et une accentuation des contrastes stationnels.

Cela produit d'importantes modifications dans le fonctionnement des écosystèmes et sur la composition des groupements végétaux (en freinant notamment leur évolution et en individualisant plusieurs stades climaciques à l'étage alpin) et confère à cette région une originalité phyto-pédologique marquée.

* Manuscrit reçu le 7 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 2 octobre 1997.

Source : MNHN

La disposition topographique ou altitudinale est un facteur essentiel dans le renforcement des contrastes stationnels, et oriente le fonctionnement des écosystèmes vers deux modes climax distincts (mode de crêtes, à sols bruns "humo-ferriques", et mode de vallons), subdivisés à leur tour en deux niveaux d'altitude (alpin supérieur plus continentalisé, et alpin inférieur plus méditerranéen). Ces phénomènes font apparaître 4 grands domaines climatiques à l'étage alpin, et autant de climax distincts.

De plus, l'acidification des milieux, peu poussée, la maturation des humus, grande, la pénétration en profondeur de la matière organique, réduite, laissent subsister l'influence de la roche mère (et du calcium notamment) jusqu'aux stades d'évolution les plus avancés, y compris sur des matériaux modérément pourvus en produits carbonatés (comme les Schistes lustrés par exemple). Cela conduit à la mise en place d'autant de stades à sols analogues que de grands types de roches mères (roches "calcaires" fortement carbonatées ; roches silico-alumineuses ; et roches de disposition intermédiaire comme les Schistes lustrés, qui occupent la majeure partie de la région étudiée).

Cette disposition aussi accusée reste une exception dans les Alpes Françaises.

Dans cet article, nous nous limiterons à l'examen des écosystèmes sur Schistes lustrés, qui sont bien représentés dans la région étudiée où ils occupent 70 % environ de la superficie, et dont la composition minéralogique très variée (30 à 40 % de produits carbonatés, de nombreux résidus ferro-magnésiens ou silico-alumineux) leur permet d'être de bons réactifs de pédogenèse, en exprimant bien les différentes nuances bioclimatiques des stations examinées.

LES DIFFÉRENTES PÉDOGENÈSES SUR SCHISTES LUSTRÉS

LES STATIONS DE CRETES ET DE PENTES VENTÉES, À ALTÉRATION MINÉRALE MÉNAGÉE

Les conditions bioclimatiques y sont faites de contrastes thermiques très marqués, de disponibilité en eau réduite, ce qui favorise la maturation des humus et limite la pénétration en profondeur de la matière organique.

Aux stades les plus évolués, nous avons désignés les sols par l'appellation "bruns humo-ferriques".

Les caractères "humo-ferriques" se résument essentiellement en trois facteurs :

- un taux de matières organiques de 10 à 16 % en horizon A, et de 3 à 9 % en (B). Cette matière organique est bien structurée (mull ou mull-moder) et a un pH voisin de 7 (milieu neutrophile).

- L'influence de la roche mère est toujours présente, et le complexe adsorbant est toujours saturé sur Schistes lustrés. Les sols ne sont jamais décalcifiés.

- La matière minérale est peu altérée ; elle est essentiellement héritée de la roche mère. Les argiles sont majoritairement des illites (seules quelques interstratifiées illites-vermiculites sont présentes, et témoignent d'une altération encore très ménagée). Le fer libéré se présente sous une forme très recristallisée en horizon (B), de couleur ocrée caractéristique, soulignant la faible disponibilité en eau de ces sols et l'importance des contrastes thermiques journaliers.

De l'alpin inférieur au supérieur, il apparaît des délimitations nettes entre ces sols :

à l'alpin inférieur, entre 2 300 m et 2 700 m, le déneigement et le déglacement des profils se produisent dès la mi-mai, dans une période où la pluviométrie est la plus élevée des 8 premiers mois de l'année (aspect méditerranéen du régime hydrique, avec renforcement des précipitations printanières). On observe alors :

– un lessivage de fer et d'argiles vers l'horizon (B), en milieu neutrophile.

– un taux fer libre / fer total qui atteint alors environ 40 % en horizon (B), intermédiaire entre celui des sols bruns fersiallitiques (taux > 60 %) et celui des sols bruns.

Cela confère à ces sols un caractère méditerranéen affirmé, et les situent dans une position de sols bruns intergrades fersiallitiques.

à l'alpin supérieur, de 2 700 m à 3 100 m pour les stations extrêmes, le déneigement est plus tardif et l'emprise du gel sur les horizons profonds subsiste encore plus longtemps, jusqu'à fin juin et même au-delà. Ces sols ne connaissent plus la phase de lessivage de la période mai - Juin, mais subissent début juillet une phase d'engorgement des horizons de surface avec anaérobiose (le fer est abondant sous une forme amorphe en horizon A3), et une certaine homogénéisation des niveaux supérieurs par solifluxion [on trouve de 9 à 10 % de matière organique en horizon (B)].

La période qui suit est celle de la sécheresse estivale, qui s'accompagne d'une faible nébulosité provoquant à ces altitudes de très forts contrastes thermiques journaliers : la matière organique est très humifiée (le taux C/N peut s'abaisser jusqu'à 8), peu acidifiante et faiblement entraînée en profondeur ; aucune décarbonatation des horizons profonds ne se produit. Ces sols bruns humo-ferriques sont alors calciques ou calcaires, cryomorphes vers les plus hautes altitudes où des fentes de retrait et des glosses apparaissent nettement à la partie supérieure de l'horizon (B).

LES STATIONS DES VALLONS ET PENTES INFÉRIEURES, À ALTÉRATION ORGANIQUE ACIDE

Ici, la disponibilité en eau est plus forte, les contrastes thermiques sont atténués et l'enneigement prolongé.

Source : MNHN

Ces conditions rapprochent ces écosystèmes de ceux des Alpes du Nord : la matière organique devient plus acidifiante, plus agressive à l'égard de la matière minérale, et les argiles évoluent vers des stades plus dégradés (Vermiculites ou Chlorites secondaires)

Il faut cependant remarquer que cette altération organique reste modérée, et que les horizons de surface ne sont que faiblement désaturés (le taux de saturation reste voisin de 50 à 70 %, ce qu'il est important de noter pour les répercussions que cela peut avoir sur la couverture végétale).

A l'alpin supérieur, les sols sont des stagnogleys peu acidifiés, et des sols bruns mésotrophes à l'alpin inférieur.

LA CONVERGENCE DES PÉDOGENESES VERS LE SUBALPIN

Le schéma ci-dessous (FIG. 1) illustre la convergence des pédogenèses au fur et à mesure de l'abaissement altitudinal, qui conduit au subalpin à une uniformisation du fonctionnement des sols et à la mise en place de sols bruns eutrophes (intergrades fersiallitiques) en dessous de 2400 m environ (de 2300 à 2500 m suivant les conditions stationnelles).

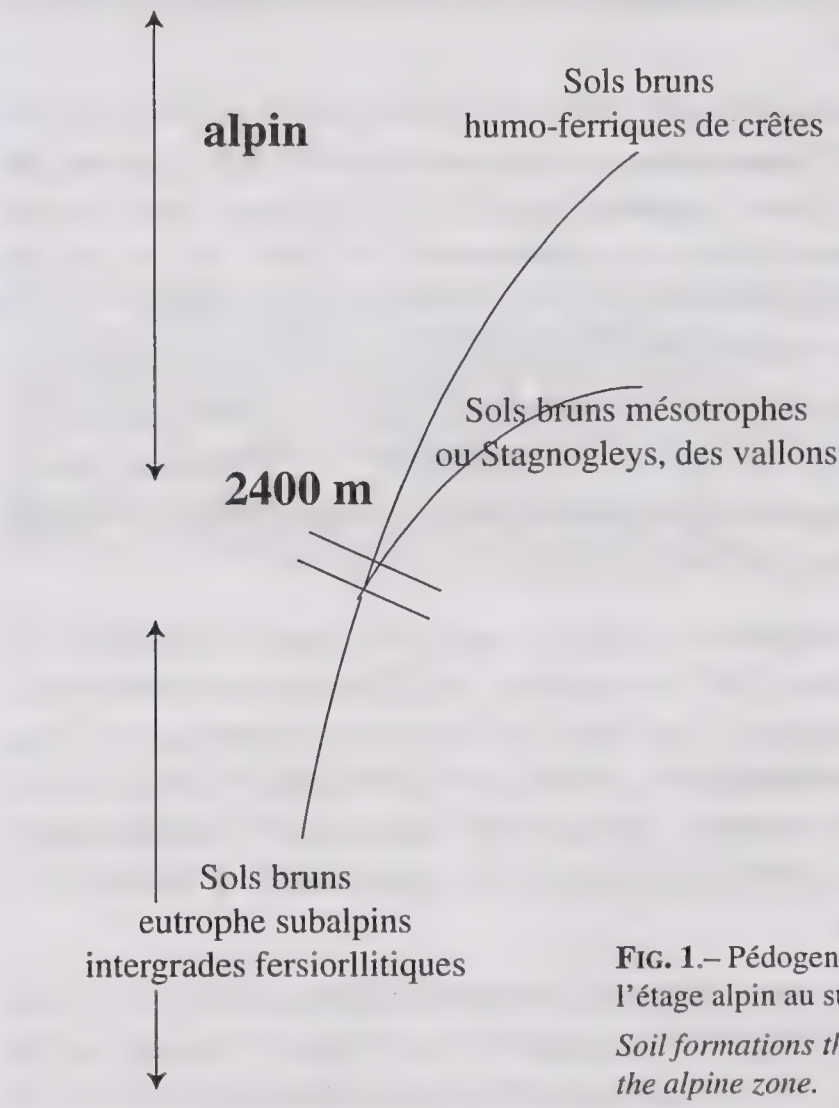


FIG. 1.– Pédogenèses de l'étage alpin au subalpin.
Soil formations through the alpine zone.

A la faveur des renseignements ainsi recueillis sur le fonctionnement des écosystèmes, nous allons maintenant essayer d'évaluer les répercussions importantes que ces conditions peuvent avoir sur les groupements végétaux, leurs recompositions et leurs affinités phytosociologiques et phytogéographiques.

LES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX DES CRÊTES ET PENTES SUPÉRIEURES

Nous n'aborderons dans cet article que ces groupements, en renvoyant le lecteur au travail de thèse cité en références pour les autres types de groupements végétaux.

Ces groupements se répartissent selon un gradient d'altitude à trois niveaux :

A L'ALPIN INFÉRIEUR (2300 M À 2600 M), LES GROUPEMENTS DU *POAETUM VIOLACEAE*

Des études parfois localisées réalisées par de précédents auteurs (BRAUN-BLANQUET, 1954 ; DALMAS, 1972 ; VERGER, 1974 ; LAVAGNE *et al.*, 1983) aboutissaient à des conclusions parfois peu concordantes.

BRAUN-BLANQUET (1954) évoquait pour les groupements étudiés à Larche ou à Aiguilles en Queyras, une sous association à *Poa violacea* et *Carex sempervirens* du *Ranunculeto- Alopecuretum Gerardi* (*Nardion*).

DALMAS (1972), étudiant des groupements de ce type sur la commune de Vars, les rangeait dans le mode "nival" (c'est à dire dans le mode des vallons), puis dans un mode intermédiaire, alors que LAVAGNE (1983) rattachait des groupements semblables au mode "thermique" (mode de crêtes).

Pour essayer de résoudre la difficulté, nous avons mené une étude systématique de ces groupements, et nous avons pris en compte une cinquantaine de relevés provenant de l'ensemble du territoire (Queyras et Ubaye) en associant à chaque relevé les caractéristiques de sa station et le type de sol correspondant.

Dans ce contexte, l'examen des relations sol-végétation a été déterminant pour les conclusions adoptées, et a conduit sans ambiguïté a associer ces groupements aux écosystèmes de crêtes, à sols bruns humo-ferriques, tendance fersiallitique.

Simultanément, l'examen floristique de ces pelouses a permis de retenir 9 caractéristiques phytosociologiques (*Poa violacea* Bell., *Gentiana campestris* L., *Dianthus neglectus* Loisel ; *Euphrasia alpina* Lmk représentent le contingent des espèces thermo-acidophiles ; *Carex sempervirens* Vill. ; *Alchemilla hybrida* Lap. ; *Pedicularis gyroflexa* Vill, celui des espèces thermo-neutrophiles ; puis *Plantago serpentina* (Magnol) Vill et *Carex praecox* Jacq) ; il a également permis le classement de ces groupements dans le *Festucion variae*, pour lequel les affinités sont les plus manifestes, tout en soulignant les relations privilégiées entretenues avec le *Festucetum halleri*, qui en légitiment sur le plan phytosociologique le rangement avec les groupements des mode de crêtes.

Dans notre région, ces groupements sont cantonnés à l'alpin inférieur, alors qu'ils sont présents, sous des formes réaménagées, au subalpin dans les Alpes-Maritimes (Travaux de GUINOCHET et de LACOSTE) : cela est sans doute

Source : MNHN

lié à l'accentuation de la sécheresse pendant la période végétative au subalpin en Ubaye et Queyras, où les bilans d'évapotranspiration potentielle deviennent négatifs dans les adrets en mai et juin, contraignant ces groupements à d'importantes recompositions phytosociologiques dans de nouveaux milieux plus favorables à leur approvisionnement hydrique à l'étage alpin.

LES GROUPEMENTS DU *FESTUCETUM HALLERI* (2600 M -2800 M)

Le décalage altitudinal observé pour le *Poaetum violaceae* par rapport aux groupements à *Poa violacea* des Alpes-Maritimes continue à se manifester à de plus hautes altitudes. Ainsi, les groupements du *Festucetum halleri*, repoussés de l'alpin inférieur, colonisent les crêtes et pentes supérieures de l'alpin "moyen".

Ils connaissent également d'importantes recompositions phytosociologiques par rapport aux régions limitrophes. Par exemple, *Festuca halleri* est pratiquement toujours absente de nos relevés (comme dans les relevés correspondants des Alpes-Maritimes), contrairement à ce qui s'observe dans les Alpes du Nord,

D'autres espèces, comme *Alchemilla hybrida*, *Gregoria vitaliana, Carex praecox, Gentiana campestris*, *Euphrasia alpina, Poa violacea, Dianthus neglectus, Veronica allioni,* peu ou pas cités dans les relevés de GUINOCHET pour les Alpes-Maritimes, sont très fréquentes et font apparaître des liens privilégiés, en Ubaye et Queyras, entre le *Festucetum halleri* et le *Poaetum violaceae*, ou le *Festucion variae.*

Cet apparentement du *Festucetum halleri* avec le *Festucion variae*, et les végétations orophiles méridionales, qui semble ne pas se manifester dans le *Festucetum halleri* des Alpes-Maritimes, est un élément original de notre région qui est à mettre en rapport avec les sols bruns humo-ferriques à tendance fersiallitique, sur lesquels l'association se développe.

Ces éléments nous ont paru justifier la distinction d'une nouvelle sous-association du *Festucetum halleri*, que nous avons nommée *Festucetum halleri poaetosum* (homologue de la sous association *caricetosum* des Alpes-Maritimes)., qui se développe sur sols calciques. Notons que dans des milieux plus acidophiles, et surtout en Queyras plus humide, c'est une autre sous association, *deschampsietosum*, qui se développe sur sols mésotrophes.

LE *CARICETUM CURVULAE* DE L'ALPIN SUPÉRIEUR (2600 M - 3100 M)

L'évolution habituelle par acidification progressive des milieux, selon un gradient altitudinal, est complètement inversée en Ubaye (et à un moindre degré en Queyras) : ici, au fur et à mesure de l'élévation altitudinale, les sols sont eutrophes ou mésotrophes (Subalpin), puis calciques ou eutrophes (alpin inférieur) et enfin calciques (base de l'alpin supérieur, de 2700 m à 2900 m environ) ou calcaires (parties sommitales de l'alpin supérieur, vers 3000 m).

Ceci est lié au fait que plus le déneigement et le déglacement des horizons profonds des sols sont tardifs, plus on entre dans la période de sécheresse estivale ; mais aussi à l'augmentation de la violence des vents "conditionnant un phénomène d'abrasion qui ralentit l'humification. et diminue l'acidité des sols" in BRAUN-BLANQUET (à propos des sous associations elynetosum et *cetrarietosum* du *Curvuletum*).

De la sorte, les groupements végétaux les plus semblables aux groupements connus du *Caricetum curvulae elynetosum,* s'observent à la base de l'alpin supérieur (de 2600 m à 2900 m), sur des sols bruns humo-ferriques calciques (mais sans le lessivage d'argile et de fer qu'on observe à l'alpin inférieur).

Une analyse détaillée de ces groupements fait apparaître trois types :

• Dans les milieux moins secs d'ubac, ce sont des groupements très semblables à ceux décrits par GUINOCHET pour les Alpes-Maritimes (sous association elynetosum Br-Bl 1926)

• En adret, de 2600 m à 2900 m environ, où les conditions d'alimentation en eau sont plus difficiles, ce sont des groupements originaux qui s'y développent, avec comme différentielles de nombreuses espèces thermophiles (*Globularia cordifolia* L, *Leontopodium alpinum* Cass, *Avena montana* Vill, *Dryas octopetala* L, *Aster alpinus* L... faisant partie du cortège du *Seslerion coerulae*, ainsi que *Draba carinthiaca Hoppe, Saxifraga aizoon*...).

Nous avons dénommés ces groupements *Caricetum curvulae seslerietosum nov s. ass.*

• Toujours en adret, aux plus hautes altitudes (de 2800 m à 3100 m environ), se différentie une autre sous - association, *Caricetum curvulae trisetosum nov s. ass.*, caractérisée par un microclimat à très long enneigement et à vents violents ; les sols sont calcaires et cryomorphes, à brève phase d'hydromorphie superficielle à la fonte des neiges.

On peut distinguer comme différentielles : *Artemisia genipi Weber, Draba fladnizensis Wulfen, Trisetum spicatum* (L) Richt., qui sont 3 des 6 caractéristiques retenues par BRAUN-BLANQUET pour le *Drabeto-Saxifragetum* des hautes crêtes de calcschistes en Suisse Centrale et Engadine, ainsi que *Petrocallis pyrenaica* (L) R. Br., *Artemisia laxa* (Lmk) Fritsch, *Juncus jacquini* L., *Carex nigra* All...

Source : MNHN

CONCLUSIONS

Dans un contexte climatique marqué par une importante diminution de la nébulosité et de la disponibilité en eau des écosystèmes et par le renforcement des effets thermiques, on peut observer de grandes variations dans les cortèges floristiques des groupements et associations végétales.

L'étude des écosystèmes et des sols complète ces observations et fait apparaître deux grands modes de fonctionnement éco-pédologiques (mode de crêtes à sols bruns humoferriques et altération minérale ménagée ; mode de vallons à altération plus organique et acidifiante), en mettant en évidence des liens quasi exclusifs unissant chaque type de groupement végétal à l'un des deux modes précédents.

Cela conduit tout à la fois à mieux caractériser les groupements végétaux en les affectant dans des unités phytoécologiques climax bien individualisées, de comprendre la nature des réaménagements phytosociologiques qui les touchent, et de bien cerner leur originalité (plusieurs associations ou sous-associations nouvelles ont été distinguées).

Dans une région de transition, cela permet aussi de mieux faire apparaître les apparentements phytogéographiques de la végétation : plus "méridionale" sur les crêtes de l'alpin inférieur ; plus uniformisée à l'alpin supérieur sous l'effet de l'allongement de la période d'enneigement et de la rigueur des vents, mais où de nombreuses nuances s'observent encore.

C'est toute l'originalité de la végétation et des sols de cette région qui en sort renforcée.

BIBLIOGRAPHIE

BRAUN-BLANQUET, J., 1954.– *Végétation alpine et nivale des Alpes françaises.* 8e Congrès international de Botanique, Paris-Nice, 1954, ed. CNRS.

DALMAS, J.-P., 1972.– *Étude phytosociologique et écologique de l'étage alpin des alpes sud occidentales françaises et plus particulièrement de la région de Vars-Écreins (Hautes-Alpes).* Thèse de l'Universié de Provence: 173 pp.

LAVAGNE, A., ARCHILOQUE, A., BOREL, L. DEVAUX, J.-P., MOUTTE, P. & CADEL, G. (1983).– La végétation du Parc Naturel Régional du Queyras. Commentaires de la carte au 1/50000. *Revue de Biologie et d'Écologie Méditerranéenne,* 10 (3): 62.

VERGER, J.-P., 1974.– *Sol et végétation de l'étage alpin sur schistes lustrés et roches vertes en Queyras (Hautes-Alpes).* Thèse de 3e cycle Université de Grenoble: 133 pp.

NB : Nous avons conservé la nomenclature botanique utilisée dans la thèse en référence. Il y aurait lieu cependant de la modifier actuellement. Rappelons notamment les équivalences :
Carex praecox Jacq. = *Carex caryophyllea* Latourr.
Poa violacea Bellardi = *Bellardiachloa variegata* (Lam.) Kerguélen.
Gentiana campestris (L.) = *Gentianella campestris* (L.) Börner.
Dianthus neglectus Loisel. = *Dianthus pavonius* Tausch.
Alchemilla hybrida (L.) = *Alchemila pubescens* Buser.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 117-121

BIODIVERSITÉ DANS L'ESPACE MONT-BLANC ENJEUX D'AMÉNAGEMENTS*

Lucien RICHARD

Laboratoire d'Écologie Alpine
Université Joseph Fourier BP 53, 38041 Grenoble Cedex 5.

SUMMARY
(original scientific paper)

BIODIVERSITY IN MONT-BLANC SPACE. DEVELOPS STAKES.
Mont-Blanc region future area of international of bioconservation (France, Italy, Swizerland) defines a transitional space, very intersting because of bioclimatic and biogeographic features. Reliefs (Mont-Blanc: 4808 meters), glaciers and littomorphologic contrasts provide various biotas with numerous plants communities fragile and often characteristic. Due to its marvelous landscapes, this region is suffering under a very high tourist pressure

KEY WORDS: Biodiversity - Mont-Blanc - Anthropogenous acts - Stakes.

RÉSUMÉ
(travail original)

L'Espace Mont-Blanc, future zone de protection internationale (France, Italie, Suisse) constitue un carrefour bioclimatique et biogéographique ; son originalité provient aussi de ses reliefs (Mont-Blanc 4808 m), de ses glaciers et de ses contrastes lithomorphologiques. Il en résulte des biotopes très diversifiés avec un riche ensemble de groupements végétaux. Cette région, avec des paysages remarquables, subit de très fortes pressions touristiques. Il en résulte des enjeux souvent difficiles à concilier entre développement économique et protection du patrimoine.

MOTS CLÉS : Biodiversité - Mont-Blanc - Pressions anthropiques - Enjeux.

INTRODUCTION

La biodiversité d'un territoire traduit sa richesse en biocénoses tant au point de vue quantitatif (nombre d'espèces) que qualitatif (espèces rares). Deux ensembles de méthodes peuvent être utilisés.

• **Méthodes directes**. Elles reposent sur les inventaires d'espèces et de communautés.

• **Méthodes indirectes**. Elles font appel à la diversité des milieux naturels (climats, sols, lithologie, reliefs) qui engendre de nombreux biotopes pouvant abriter, potentiellement, des groupements variés et originaux.

ESPACE MONT-BLANC

CADRE GÉOGRAPHIQUE

Ce territoire recouvre la chaîne du Mont-Blanc et les massifs environnants. Il s'étend sur la France, l'Italie, la Suisse et s'inclut dans un cercle de 30 km de rayon autour de Chamonix. La partie française intègre des zones déjà protégées : site classé du Mont-Blanc, réserves naturelles des Aiguilles Rouges, de Carlaveyron, de Sixt, de Passy et des Contamines.

* Manuscrit reçu le 15 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 15 novembre 1997.

Source : MNHN

FIG. 1.– Situation et relief.

Situation and reliefs.

FIG. 2.– Diversité géologique.

Geological diversity.

1) Massifs subalpins calcaires
2) Massifs cristallins externes
3) Couverture sédimentaire de 2
4) Brèches de tarentaise (flyschs calcaires)
5) Zone briançonnaise (grès)
6) Zone briançonnaise (grès métamorphisés)
7) Schistes lustrés
8) Préalpes externes (flyschs)
9) Préalpes médianes (calcaires, marnes)
10) Préalpes : nappe de la brêche
11) Préalpes : nappe du flysch

DIVERSITÉ DES MILIEUX (APPROCHE INDIRECTE DE LA BIODIVERSITÉ)

De profonds contrastes lithomorphologiques. Ils ont une triple origine

1) Un resserrement, à la latitude de Chamonix, des principales unités géologiques des Alpes nord-occidentales. 40 km séparent les extrêmes : massifs subalpins à l'Ouest, zone des schistes lustrés à l'Est. Plus au Sud, au niveau de Grenoble, cette distance double.

2) Une surévélation spectaculaire des massifs : plus de 3 000 m au niveau du massif subalpin du Haut-Giffre ; 4 808 m pour les massifs cristallins externes. Tous sont pénétrés par de larges vallées fluvio-glaciaires dont les fonds se situent vers 1 000 m. Ces grandes amplitudes altitudinales engendrent de fortes zonations climatiques et biotiques.

3) La présence de sites géologiques originaux et sans équivalents dans le reste des Alpes françaises : le désert de Platé (vaste lapiaz de l'étage alpin à 2 400 m d'altitude) ; le Cirque du Fer à Cheval ; la Chaîne du Mont-Blanc avec ses aiguilles et ses glaciers.

Le plus grand développement européen des appareils glaciaires

Citons, en particulier, les longs glaciers de vallées poussant leur langue terminale à basse altitude : 1 300 m pour les Bossons. De vastes surfaces morainiques, étagées entre 1 000 et 2 500 m d'altitude, constituent des champs d'études privilégiés pour la dynamique de la végétation.

Un carrefour bioclimatique

Les vallées rayonnantes autour du Mont-Blanc subissent des régimes climatiques typés : climat océanique de montagne (Haut-Giffre), climat de zone interne à affinités continentales (Valais), climat de zone interne à affinités méditerranéennes (Val d'Aoste), climat de zone alpine intermédiaire (Haute-Tarentaise, Chamonix).

INVENTAIRES (APPROCHE DIRECTE DE LA BIODIVERSITÉ)

Inventaires floristiques

Depuis les premiers catalogues (PAYOT, 1844), jusqu'aux inventaires récents (JORDAN, 1994), de nombreux documents peuvent être consultés.

Aspects quantitatifs.– Les informations les plus fiables concernent les territoires des réserves naturelles françaises s'étendant, en grande partie, dans le Subalpin et l'Alpin (travaux de JORDAN).

Source : MNHN

Réserves des
Aiguilles Rouges . . . . .3330 ha sur Si . . . . .640 espèces
Réserve de Passy . . . . .2 000 ha sur Ca . . . . .560 espèces
Réserve de Sixt . . . . . .5 200 ha sur Ca . . . . .850 espèces

Aspect qualitatif.– Il met en évidence les espèces à grand intérêt patrimoniale, rares ou protégées (TAB. I établi pour la partie française). Les vallées italiennes (Val Ferret, Val Veny) et suisses (Trient) présentent une flore originale qui accroît l'intérêt de l'ensemble.

LES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX

Aspect quantitatif.– Les inventaires phytosociologiques sensu stricto n'intéressent que des surfaces réduites (BRAUN-BLANQUET, 1961 ; GUINOCHET, 1936 ; DALMAS, 1975). Indirectement, une approche quantitative peut-être tirée des travaux de "Cartographie Écologique" de l'Université de Grenoble (Laboratoire d'Écologie Végétale), en comparant le nombre d'unités de végétation (séries, sous-séries, groupements divers) repérées, d'une part, dans l'Espace Mont-Blanc, d'autre part, dans diverses régions du Jura et des massifs subalpins (RICHARD, 1975).

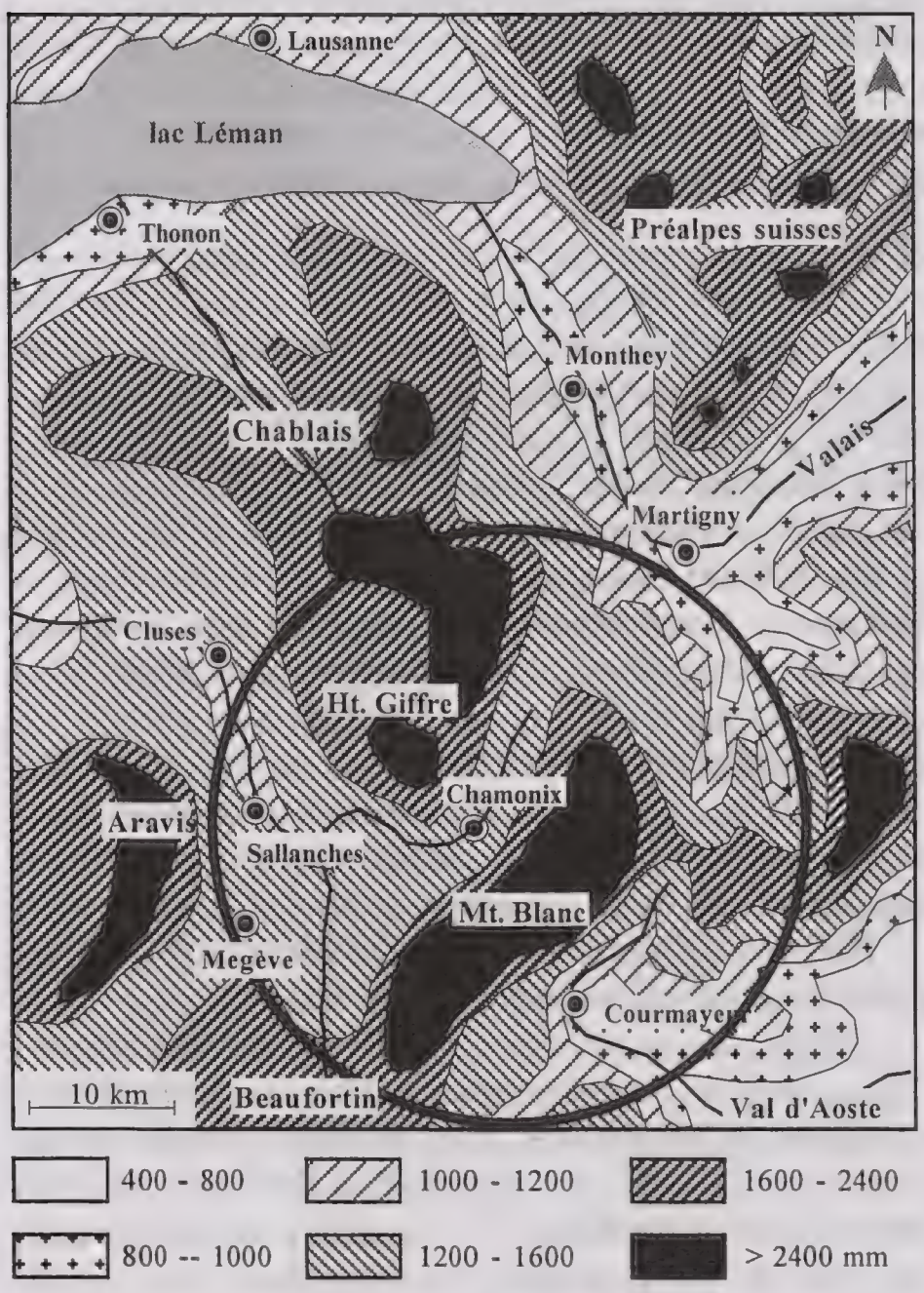


FIG. 3.– Diversité climatique (précipitations annuelles).
Diversity climatic (yearly rainfalls).

TABLEAU I.– Espèces à forte valeur patrimoniale.
High patrimonic value species.

A - ESPECES PROTÉGÉES

Endémiques alpines *sensu largo*

Androsace helvetica
Androsace pubescens
Aquilegia alpina
Centaurea raponthica
Eryngium alpinum
Festuca pulchella
Primula auricula
Salix helvetica
Saxifraga muscoides

Orophytes européens

Androsace vandelli
Carex mangellanica
Carex ornithopodioïdes
Doronicum clusii
Hugueninia tanacetifolia
Schoenus ferrugineus

Eurasiatiques

Gymnadenia odoratissima
Cypripedium calceolus
Herminium monorchis
Selaginella helvetica

Circumboréales holarctiques alpines

Carex bicolor
Carex limosa
Carex pauciflora
Crystopteris montana
Dactylorhiza traunsteineri
Lycopodiella inundata
Lycopodium alpinum
Pirola media
Salix breviserrata
Saxifraga cotyledon
Trichophorum alpinum
Woodsia ilvensis

B - AUTRES ESPECES RARES

Endémiques alpines *sensu stricto*

Achillea atrata
Achillea moschata
Campanula cenisia
Cerastium latifolium
Cerastium pedunculatum
Cerastium uniflorum
Pedicularis ascendens
Saussurea depressa
Saxifraga biflora
Silene flos-jovis

Orophytes européens

Aposeris foetida
Crepis pygmaea
Epilobium duriaei
Ranunculus parnassiifolius
Sesleria disticha
Viola thomasiana

Circumboréales holarctiques alpines

Draba fladnizensis
Saxifraga ascendens

• Espace Mont-Blanc : 2 feuilles à 1/50 000 : 66 unités.

• Jura, Massif des Bornes ; 6 feuilles à 1/50 000 : 48 unités.

Aspect qualitatif.– Certains groupements montrent une grande originalité : cembraies à rhododendron ferrugineux des massifs calcaires (Flaine), sapinières subalpines à rhododendron ferrugineux (Massif de l'Arpette), pinèdes clairièrées de pin couché sur les adrets du Val Ferret, mosaïque de bas-marais et de tourbières de Carlaveyron, groupements pionniers sur moraines récentes de basse altitude (Miage, Les Bossons), mosaïque de pelouses alpines calcicoles et calcifuges du Col des Posettes.

L'Espace Mont-Blanc abrite les associations les plus typiques des Alpes occidentales et centrales. Par exemple (FIG. 4.), au niveau de l'étage montagnard, on observe

Source : MNHN

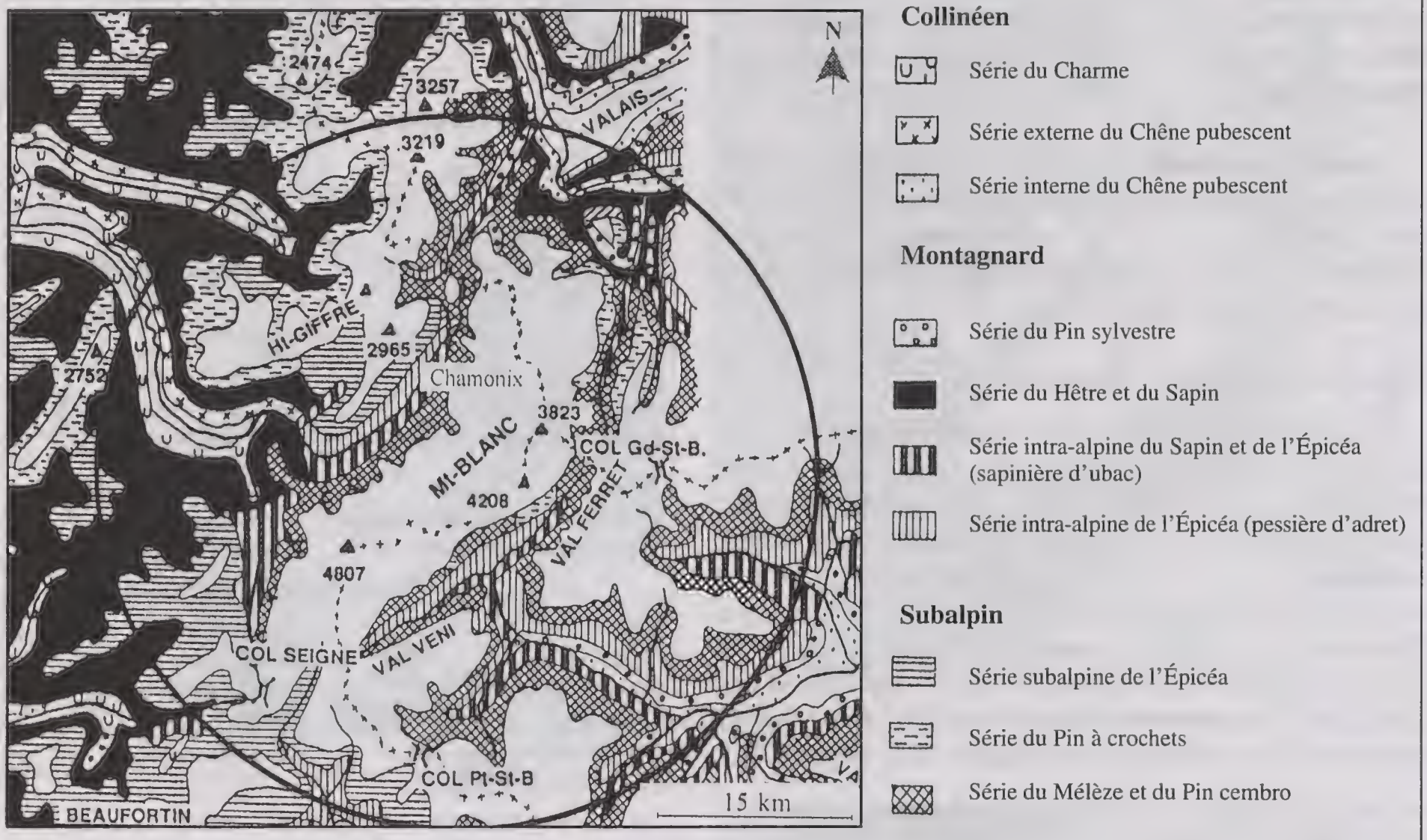


FIG. 4.– Diversité des séries de végétation.

Diversity of series of vegetation.

toutes les transitions entre les forêts les plus humides (hêtraies-sapinières à mégaphorbiaie du massif du Giffre) et les plus sèches (pinèdes xérothermophiles du Val d'Aoste).

LES SOLS

Des chaînes de sols typiques des vallées alpines intermédiaires froides ont été mises en évidence dans l'auge glaciaire de Chamonix (LEGROS & CABIDOCHE, 1977 ; DAMBRINE, 1985). Leurs relations sol-végétation constituent une référence. Le massif de Platé, avec ses lapiaz à 2400 m d'altitude porte des sols originaux (PARTY, 1982).

LES PRESSIONS ANTHROPIQUES

LEUR NATURE

Les anciennes activités pastorales ont abaissé la limite supérieure des forêts au-dessous de 1900 m d'altitude et déboisé des pentes facilement accessibles ainsi que les fonds des vallées. Des groupements de substitution (pelouses, landes) engendrent une certaine diversité paysagère et floristique. Les pressions touristiques actuelles, avec leur cortège d'aménagements (immobilier, remontées mécaniques...) ont des intensités très variables. Leurs impacts restent faibles dans des vallons peu accessibles : Val Veny, Val Ferret Italien. Par contre, il s'agit d'une véritable "industrie lourde", dans la vallée de Chamonix, où la saturation est atteinte : jusqu'à 100000 visiteurs journaliers en été, 500000 remontées annuelles à la Mer de Glace. Il faut ajouter, le transit international France-Italie, par le tunnel sous le Mont-Blanc (12000 passages journaliers).

CONSÉQUENCES ACTUELLES

Les milieux naturels d'altitude de l'Espace Mont-Blanc n'ont cependant pas encore subi de dégradations irréversibles pour les raisons suivantes.

Dans les vallées encore peu pénétrées (Val-Ferret), les pressions anthropiques restent modérées.

Dans des portions de vallées surfréquentées (Chamonix), les parties les plus sensibles se situent dans le site classé du Mont-Blanc et les réserves naturelles où les projets sont soumis à l'approbation de la Commission Départementale des Sites. Il y a eu, certes quelques erreurs, au point de vue paysager, (l'aménagement des Grands Montets) et au point de vue biologique (Col des Posettes). Dans les fonds de vallées (non-protégés), beaucoup d'infrastructures s'intègrent mal dans les paysages.

Source : MNHN

LES CRAINTES POUR L'AVENIR

Elles se résument en deux mots : suréquipement et surfréquentation.

• Des collectivités territoriales ne disposant que d'un faible potentiel touristique veulent se développer, en invoquant des nécessités économiques réelles.

• Les stations déjà bien équipées ont beaucoup investi. La rentabilité des infrastructures exige une fréquentation forte d'où une augmentation des capacités d'hébergement.

• Le tourisme européen ou même mondial devrait continuer à croître et les pays de l'Espace Mont-Blanc attireront un nombre considérable de visiteurs.

UN PLAN DE GESTION

Il doit concilier activités socio-économiques et protection de l'environnement. Cette dernière consistant en mesure de protection (interdits, mises en réserves) mais aussi en aménagements (ouvertures de clairières forestières, reboisements…) Plusieurs étapes peuvent être envisagées.

• Un inventaire des lieux. En ce qui concerne la facette scientifique (géologie, flore, faune), des équipes multinationales (France, Suisse, Italie) réunissant des chercheurs qualifiés pourraient fournir des inventaires homogènes et sélectionner les sites méritant une protection.

• Un aménagement concerté. On pourrait prévoir une collaboration entre scientifiques et responsables économiques ; un suivi des opérations s'avère ensuite indispensable.

• Un programme culturel. Celui réalisé dans les réserves françaises (conférences, itinéraires guidés) constitue un modèle très valable.

CONCLUSIONS

L'Espace Mont-Blanc réunit une mosaïque de territoires très contrastés au point de vue milieux, flore et paysages. Il rassemble un excellent échantillonnage des biocénoses des Alpes Nord-Occidentales et Centrales d'où une biodiversité globale digne d'intérêt.

L'établissement d'un plan de gestion multinational constituerait une solution originale pour la conservation de ce patrimoine mis en danger par la surfréquentation de certaines vallées et pour maîtriser une industrie touristique nécessaire cependant à l'économie régionale.

BIBLIOGRAPHIE

BARBERO, M., CADEL, G., GENSAC, P., OZENDA, P. & RICHARD, L., 1991.– *Carte de la végétation de la France.* CNRS. Feuille Tignes-Larches. Centre Écologie Ressources Renouvelables. Toulouse

BRAUN-BLANQUET, J., 1961.– *Die inneralpine Trockenvégétation.* Fischer, Stuttgart, 273 p.

DALMAS, J.-P., 1975.– Les associations végétales du Col de Balme, Haute-Savoie *Ann. Centre Univ. Savoie,* tome spécial : 141-143.

DAMBRINE, E. 1985.– *Contribution à l'étude de la répartition et du fonctionnement des sols de haute montagne.* Thèse, Paris VI, 268 p.

GUINOCHET, M., 1939.– Observations sur la végétation des étages montagnard et subalpin dans le Massif du Giffre. *Rev. Gen. Bot.,* 51 : 1-78.

JORDAN, D., 1986.– *Inventaire de la flore dans la réserve des Aiguilles Rouges.* Édit. APEGE, Annecy.

LEGROS, J.-P., & CABIDOCHE, Y.M., 1977.– Les types de sols et leur répartition dans les Alpes et les Pyrénées cristallines. *Doc. Cartogr. Ecol.,* Grenoble 19 : 1-19.

OZENDA, P., 1982.– *Les végétaux dans la biosphère.* Doin.- Paris 431 p.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine dans l'Espace montagnard européen.* Masson, Paris 330 p.

PARTY, J.-P., 1982.– *Inter-relations sol/flore en milieu en forte contrainte.* Mém. Dr. Ingénieur, ENSA, Montpellier, 76 p.

PAYOT, V., 1844.– *Catalogue des principales plantes croissant sur le Mont-Blanc et les montagnes environnantes.* Bonneville 291 p.

RAMADE, F., 1992.- *Élément d'écologie. Écologie appliquée.* 4e édition. Ediscience - Paris 578 p.

RICHARD, L., 1973.– Carte écologique des Alpes au 1/100 000, feuille Annecy. *Doc. Cartogr. Ecol.,* Grenoble, 11 : 49-72.

RICHARD, L., 1975.– Carte écologique des Alpes au 1/50 000, feuilles de Cluses et Chamonix. *Doc. Cartogr. Ecol.* Grenoble 16 : 65-96.

RICHARD, L., & PAUTOU, G., 1982.– *Alpes du Nord et Jura méridional. Notice détaillée des feuilles 48-Annecy et 54-Grenoble.* Édit. du C.N.R.S. 316 p.

RICHARD, L., 1994.– Biodiversité du massif du Mont-Blanc et de ses marges. *Dossiers de la revue de Géographie alpine*, Grenoble, 14. : 111-121.

Directive Communautaire : Habitat, Faune, Flore. Annexe II, 1993.– *Espèces végétales d'intérêt communautaire.* Secrétariat faune/flore - Muséum Histoire Naturelle - Paris 116 p.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 123-127

RÔLES RESPECTIFS DE LA ROCHE ET DU CLIMAT DANS LA RÉPARTITION DES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX EN MONTAGNE. EXEMPLE DU VAL D'AOSTE (ITALIE)*

Jean-Pierre VERGER

Biologie Végétale, Faculté des Sciences de Limoges, 123 Avenue A. Thomas, F-87060 Limoges Cedex.
(ibcvel@unilim.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

ROLES OF NATURE OF ROCKS AND CLIMATE IN THE DISTRIBUTION OF THE VEGETATION IN MOUNTAIN (ALPS, AOSTA VALLEY, ITALY).
Under the dry climate of the Valle d'Aosta, between the mountainous and alpine zones, serpentine vegetation is distinct from that growing on basic (prasine) and acidic (gneiss) rocks. Serpentine soils belong to a group of saturated magnesian brown soils and Pinus sylvestris *and larch occur in the mountainous an subalpine zones. On others rocks podzolisation affects all the soils developed under spruce and* Pinus cembra. *In the alpine zone soils factors can be used to describe new plants associations on serpentines.*

KEY WORDS: Aosta valley - Serpentines - Magnesian brown soils - Characteristic species - Prasines and gneiss - Brown soils.

RÉSUMÉ
(travail original)

Sous le climat sec du Val d'Aoste, entre les étages montagnard et alpin, la végétation serpentinique diffère de celle poussant sur prasinites et gneiss. Les brunisols magnésiques portent le Pin sylvestre et le Mélèze alors qu'Épicéa et Pin cembro occupent des sols podzolisés sur les autres roches. La spécificité du milieu alpin serpentinique conduit au développement de groupements ou plantes particuliers.

MOTS CLÉS : Val d'Aoste - Serpentinites- Magnésisols spécificité végétale - Prasinites et gneiss - Brunification.

INTRODUCTION

L'objectif de ce travail est de préciser les relations entre la pédogenèse et la végétation sur divers types de roches placées dans des environnements analogues entre les étages montagnard et alpin dans les Alpes internes (FIG. 1)

Les caractéristiques physiques et chimiques des sols formés et leurs conséquences sur le tapis végétal sont abordées dans cette présentation.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

La répartition spatiale des roches situe l'étude dans les Alpes internes italiennes du Val d'Aoste, le long de trois vallées parallèles orientées Nord-Sud : Valtournanche, Val d'Ayas et Gressoney.

Les roches mères sont de trois types :

• Les gneiss acides serviront de référence en raison des nombreux travaux effectués sur ce type de substrat. La composition minéralogique et le chimisme indiquent un caractère de leucogranite, riche en alumine mais pauvre en fer, calcium et magnésium.

• Les prasinites basiques, de structure gneissique, constituent le pôle alumino-calcique riche en fer qui fournit à la pédogenèse des phyllites chloriteuses.

• Les serpentinites représentent le pôle ultra-basique ferro-magnésien, dépourvu de calcium, potassium et aluminium. La pédogenèse ne pourra hériter que de l'antigorite pour phyllite.

Au niveau climatique ces hautes vallées se rattachent au secteur intra-alpin (indice de Gams compris entre 50° et

* Manuscrit reçu le 29 septembre 1996; version révisée acceptée pour publication le 11 septembre 1997.

Source : MNHN

70°). Ce climat présente à la fois des caractères de continentalité et des aspects méditerranéens mais sans période sèche ou subsèche.

L'altération physique des roches, représentée par l'évolution granulométrique des sols est analysée selon la méthode des trajets granulodynamiques (LEGROS, 1982) complétée par celle des aires granulométriques (VERGER, 1989a).

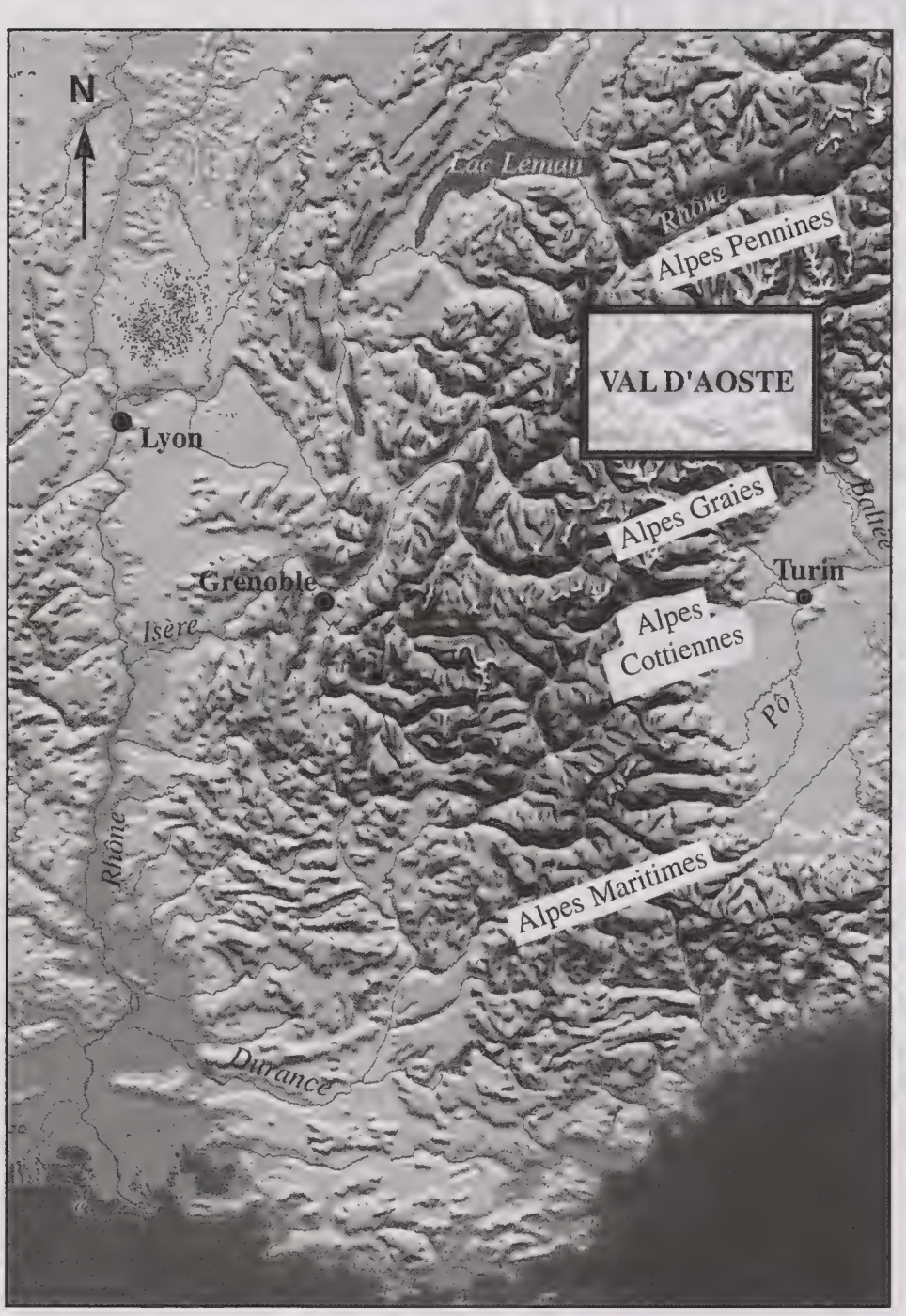


FIG. 1.– Situation du Val d'Aoste dans les Alpes.
Situation of the Aosta valley in the Alps.

L'altération chimique est suivie au travers des ions fixés sur le complexe adsorbant et de la redistribution de l'aluminium et du fer.

L'inventaire végétal utilise la nomenclature de Flora Europea. Il s'appuie sur les données phytosiologiques de BRAUN-BLANQUET (1964) complété par un classement des espèces selon VERGER (1989b). Les méthodes d'analyses pédologiques sont empruntées à ROUILLER (1981) et JEANROY (1983) et la nomenclature des horizons reprend le Référentiel Pédologique (BAIZE & GIRARD, 1995).

RÉSULTATS

De l'étage montagnard à l'étage alpin, l'évolution granulométrique différencie de plus en plus fortement les serpentinites des deux autres types de roches (FIG. 2). A l'alpin on constate surtout une fragmentation accentuée liée à la brunification sur ultrabasites. Sur les autres roches on observe des phénomènes importants de dissolution liés à la podzolisation, surtout au subalpin.

La nature des composants argileux des serpentinites reflète, comme en d'autres lieux (RABENHORST *et al.,* 1982, au Maryland, GRAHAM *et al.,* 1990, en Californie) la spécificité de la roche avec des minéraux argileux propres directement hérités (antigorite, talc, chlorites) et/ou plus ou moins transformés (interstratifiés et smectites) (Tab. I).

Au montagnard sur des sols brunifiés les caractères convergents des humus vers un moder xérique mésotrophe à eutrophe rapprochent les diverses roches et ce sont les

TABLEAU I.– Composition de la fraction argileuse des sols sur serpentinites aux étages alpin et subalpin du Val d'Aoste (Italie).
Mineralogy of the clay fraction on serpentinic soils in the subalpine and alpine zones (Aosta valley - Italy).

ÉTAGE	VÉGÉTATION	FRACTION ARGILEUSE						
ALPIN	*Cetrario-elynetum*	ANTIGORITE	CHLORITE	MICAS (en A)	SMECTITES ?	VERMICULITES ?	TALC	AMPHIBOLES (en C)
	Thalspeetum rotundifolii subsp. *corymbosum*	ANTIGORITE	CHLORITE		SMECTITES		TALC	AMPHIBOLES
	Caricetum fimbriatae	ANTIGORITE	CHLORITE	MICAS	SMECTITES	VERMICULITES ?	TALC	AMPHIBOLES (en A)
SUBALPIN	*Loiseleurietum*	ANTIGORITE	CHLORITE	MICAS	SMECTITES (en A et B)	VERMICULITES ?	TALC	AMPHIBOLES
	Rhodoreto - Vaccinietum laricetosum	ANTIGORITE	CHLORITE	MICAS	SMECTITES (en B et C)	VERMICULITES ?	TALC	AMPHIBOLES

Source : MNHN

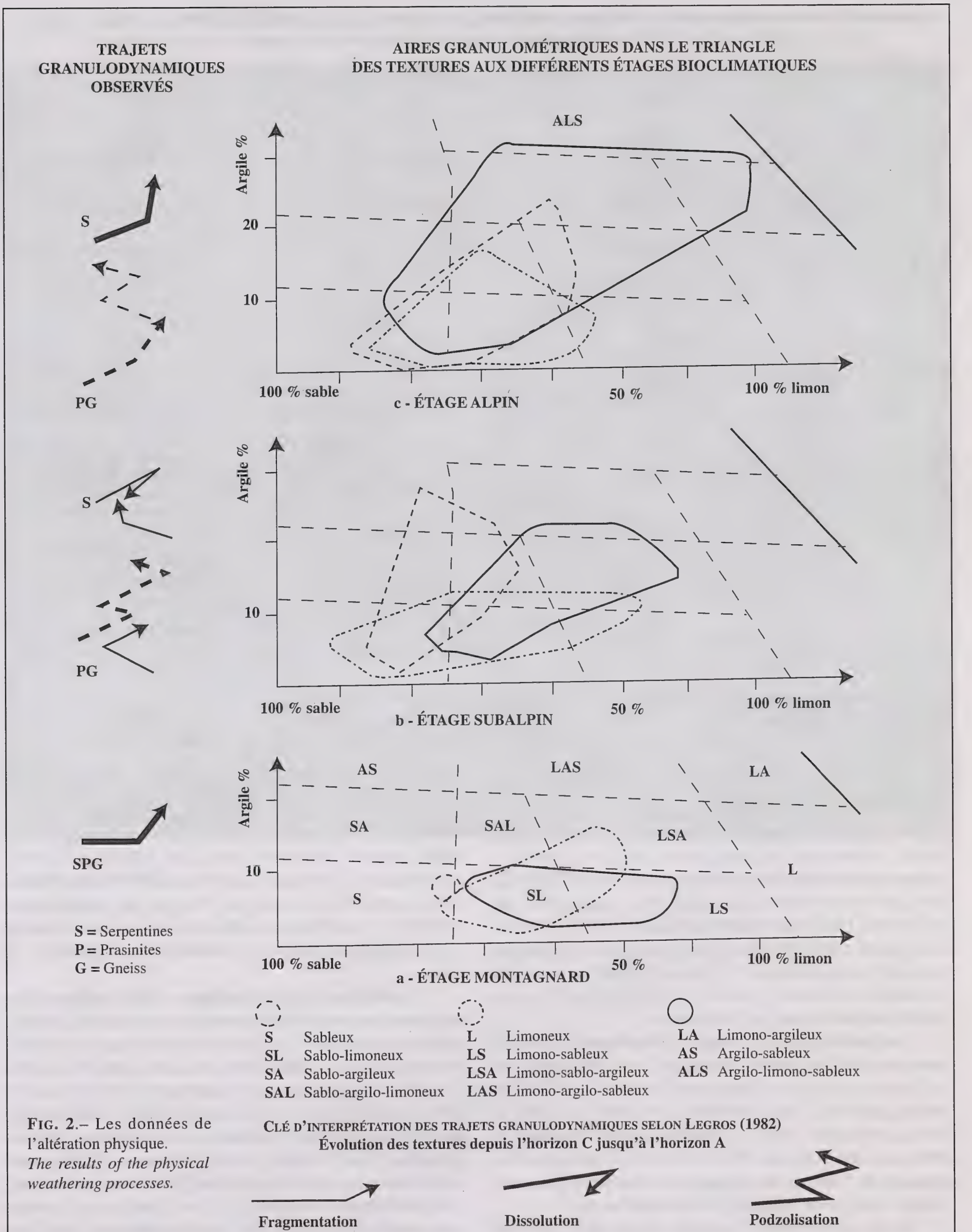


FIG. 2.– Les données de l'altération physique.
The results of the physical weathering processes.

Source : MNHN

Tableau II.– Relations dynamiques sol-climat-végétation de l'étage montagnard à l'étage alpin sur Serpentinites, Prasinites et Gneiss.
Relationships between soil, climate and vegetation on Serpentine, Prasine and Gneiss (mountainous to alpine zones).

Étage	Type de végétation	Facteur dominant	Roche	Sols	Associations végétales
ALPIN	Pelouses humides	Pédoclimat	S P G	Réductisol	*Salicion herbaceae*
			S	Lithosol	*Saxifragetum androsaceae*
	Autres pelouses	Roche :			
		- Acidité	P G	Brunisol s oligosaturés	*Caricetea curvulae*
		- Basicité	S	Magnésisol saturé	*Elyno-Seslerietalia*
		- Magnésium	S	Magnésisol saturé : humus Mg/Ca > 1	*Caricetum fimbriatae*
				Magnésisol saturé	*Cardamine plumieri*
SUBALPIN	Landes	Climat :			
		- Pentes chaudes	S P G	Brunisols	*Junipero-Arctostaphyletum*
		- Pentes fraiches	S	Brunisol ocreux	
			P G	Podzosols ocriques	*Rhodoreto - Vaccinietum*
	Forêts	Roche :	S	Magnésisols mésosaturés +/- ocreux	*Rhodoreto - Vaccinietum vitis-idaea laricetosum*
					Rhodoreto - Vaccinietum laricetosum
			P G	Podzosols	*Rhodoreto - Vaccinietum cembretosum*
					Piceetum subalpinum
MONTAGNARD	Forêts - Horizon organique dominant	Pédoclimat	S P G	Brunisols +/- saturés	*Deschampsio - Pinetum sylvestris* - type
	- Horizons minéraux	Roche	S	Brunisols saturés magnésiques	- faciès avec : *Carex humilis* et *Alyssum argenteum*

S = Serpentinites- P = Prasinites - G = Gneiss

horizons organo-minéraux plus ou moins faiblement désaturés qui nuancent les sols (sols dits "analogues" de Pallmann, 1947). La redistribution du fer et de l'aluminium quasi nulle sur gneiss et serpentinites est à peine esquissée sur prasinites. Le climax végétal est celui du *Deschampsio-Pinetum sylvestris*, enrichi en espèces neutrophiles et acidoclines sur ultrabasites.

Une convergence d'origine climatique se produit aussi au niveau des landes subalpines. Les adrets présentent des caractéristiques pédologiques analogues à celles du montagnard avec pour groupement commun le *Junipero-Arctostaphyletum*. Sur les versants frais de cet étage se développe une rhodoraie. Sur les milieux serpentiniques la présence de l'espèce sur magnésisols eutrophes pose problème : écotype ou adaptation du rhododendron ?

Au niveau forestier la roche ultrabasique, par ses caractéristiques physiques (perméabilité, aération) et par les contraintes chimiques qui en découlent induit le mélézin comme stade climax de l'étage, sur magnésisols eutrophes. Acidification, désaturation et podzolisation favorisent la pessière et la cembraie sur prasinites et gneiss.

Le bioclimat de l'étage alpin se révèle suffisamment uniforme pour imposer sur prasinites et gneiss des groupements acidophiles semblables (*Caricetum curvulae, Festucetum variae, Salicetum herbaceae).* Sur ultrabasites la libération importante du magnésium et du fer favorise, sur sols eutrophes, les groupements neutro-basophiles des *Seslerietalia.* La spécificité de la roche s'exprime plus largement au travers de groupements nouveaux (*Saxifragetum androsaceae*) et surtout *Caricetum fimbriatae*, espèce sténioophiolitophile localisée à ce jour quasi exclusivement aux serpentinites des étages alpin et subalpin dans l'axe intra-alpin (Verger, 1993).

Source : MNHN

DISCUSSION

La massivité de la roche constitue un facteur majeur de la pédogenèse. Les prasinites, comme les calcaires durs (LEGROS et *al.*, 1987) ou les coulées basaltiques dans le Massif Central (CURT & DEJOU, 1996) ne libèrent que lentement leurs constituants minéraux. Les sols qui en découlent, sauf sous microclimat sec, sont désaturés, rejoignant ainsi les caractéristiques des sols développés sur substrats acides comme les gneiss. À l'inverse, les serpentinites, très aptes à une fragmentation intense, libèrent en abondance dans le milieu les cations qui les constituent. Il apparaît de ce fait une scission au sein des "roches vertes" des Alpes. Les serpentinites, roches ultrabasiques à pédogenèse peu acidifiante s'opposent aux prasinites, roches basiques, à comportement de roches acides et végétation acidophile. La répartition des groupements végétaux dépend des rôles respectifs de la roche, du climat et de la végétation ce qui nous amène à proposer les relations dynamiques du Tableau II.

La nature particulière des argiles serpentiniques font de la roche un substrat à part que l'on ne peut assimiler ou rapprocher d'aucun autre. Il convient alors de considérer les groupements particuliers qui leurs sont liés (*Caricetum fimbriatae*) comme des groupements originaux climaciques. Cette spécificité se traduit par des espèces particulières (BAKER *et al.*, 1992) représentées ici par *Alyssum argenteum* (montagnard), *Thlaspi alpinum* subsp. *sylvium* (subalpin et alpin) et *Cardamine plumieri* (alpin).

BIBLIOGRAPHIE

BAKER, A.J.M., PROCTOR, J. & REEVES R.D., 1922.– *The Vegetation of Ultramafic Soils. Proceeding of the First International Conference on Serpentine Ecology.* Intercept Limited, 509 p.

BAIZE, D. & GIRARD, M.C., 1995.– *Référentiel pédologique.* INRA éditions, Paris, 332 p.

BRAUN-BLANQUET, J., 1964.– *Pflanzensoziologie.* 3e édition. Springer Verlag, Vienne, 865 p., 442 fig.

CURT, T. & DEJOU, J., 1996.– *Étude de quelques sols forestiers sur substrat volcanique dans la chaîne des Puys.* Réunion AFES Massif Central, 52 p.

GRAHAM, R.C., DIALLO, M.M. & LUND, L.J., 1990.– Soils and Mineral Weathering on Phyllite Colluvium and Serpentine in Northwestern California. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 54 : 1682-1690.

LEGROS, J.-P., 1982.– *L'évolution granulométrique au cours de la pédogenèse. Approche par simulation sur ordinateur. Application aux sols acides sur matériaux cristallins en zone tempérée.* Thèse Doct. État, Montpellier, 436 p.

LEGROS, J.-P., PARTY, J.-P. & DORIOZ, J.-M., 1987.– Répartition des milieux calcaires, calciques et acidifiés en haute montagne calcaire humide. Conséquences agronomiques et écologiques. *Doc. Cart. Ecol.*, 30 : 137-157.

JEANROY, E., 1983.– *Diagnostic des formes du fer dans les pédogenèses tempérées. Évaluation par les réactifs chimiques d'extraction et apports de la spectrométrie Mossbauer.* Thèse Doct. Nancy-I, 175 p.

PALLMANN, H., 1947.– *Pédologie et phytosociologie. Conférence de Pédologie Méditerranéenne.* Alger-Montpellier, AFES.

RABENHORST, M.C., FOSS, J.E. & FANNING, D.S., 1982.– Genesis of Maryland Soils Formed from Serpentine. *Soil Sc. Soc. Am. J.* : 607-616.

ROUILLER, J., 1981.– *Analyse des sols. Techniques de laboratoire.* Cent. Ped. Biol. 32, CNRS, Nancy.

VERGER, J.-P., 1987.– *Végétation et pédogenèse sur Roches Vertes et Gneiss acide dans une séquence altitudinale Montagnard-Alpin en Val d'Aoste (Italie). Essai de synthèse écologique.* Thèse État, Grenoble, 228 p.

VERGER, J.-P., 1989a.– Evolution granulométrique des solums et action sur la végétation. Exemple en Val d'Aoste sur roches ultrabasiques, basiques et acides. *Sc. Sol,* 27, 2 : 157-170.

VERGER, J.-P., 1989b.– Rôle des ions de l'acidité dans la répartition des espèces végétales. Application à quelques espèces de l'étage alpin. *Bull. Ecol.*, 20, 3 : 237-244.

VERGER, J.-P., 1992.– Vegetation and soils in the Valle d'Aosta (Italy). *In* : The Vegetation of Ultramafic (Serpentine) Soils : *Proceedings of the First International Conférence on Serpentine and Ecology.* Ed. Lavoisier Publishing Inc. Newark, USA, 175-195 : 175-195.

VERGER, J.-P., 1993.– Note sur la répartition et l'écologie de *Carex fimbriata* Schk. au Queyras et dans les Alpes. *Acta bot. Gallica,* 140 : 1.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 129-138

VERTICAL DISTRIBUTION PATTERNS OF VASCULAR PLANTS IN THE FENNOSCANDIAN MOUNTAIN RANGE*

Jarle I. HOLTEN

Terrestrial Ecology Research (Ter M) Skogaromveien 19, N-7350 Buvika, Norway.
(jiholten@online.no)

SUMMARY
(original scientific paper)

This paper focuses on the different vertical ranges in the Fennoscandian mountain range, and the possible causal explanation for the patterns, stressing limiting climatic factors. Traditionally the lower limits for alpine plants have been the most debated among phytogeographers and plant ecologists. In this paper we will also take a look at range limits towards oceanic and continental climates. The historical perspective is also discussed, that is, the evidence for long term natural acidification and the consequenses for current plant species altitudinal patterns and for the future. A classification of selected species according to their absolute lower limits is made. This shows a marked optimum of continental and centric taxa above the low-alpine dwarf-shrub zone, i. e. between 1300 and 1500 m in the middle alpine zone. Most centric taxa have narrow altitudinal ranges (400-600 m), whereas the ubiquitous species have much wider altitudinal ranges (800-1800 m). There is palaeo-ecological evidence for on-going natural acidification in oceanic climates in western Europe, resulting in strongly podzolized and depleted soils in the western uplands and mountains in the Fennoscandian range. Based on palaeo-ecological evidence and correlative studies of vertical ranges of alpine plants in Central Norway two working hypotheses are put forward: 1. The dominant and more oceanic dwarf shrub heaths represent advancing vegetation complexes in the north Atlantic area, due to long term edaphic changes. 2. The westernmost populations of some centric species might in the medium and long term be under threat of a combined effect of increasing winter temperatures and long term edaphic changes towards more oligotrophic soils. In order to test the hypotheses, experimental transplantation of some species along climatic gradients as well as collection of macrofossils are suggested.

KEY WORDS: Alpine plants - Altitudinal range - Centric species - Climatic limitation - Ubiquitous species - Natural acidification - Advancing vegetation complex.

RÉSUMÉ
(travail original)

DISTRIBUTION VERTICALE DES PLANTES VASCULAIRES DANS LES MONTAGNES DE LA PÉNINSULE SCANDINAVE

Cet article concerne la distribution verticale des plantes vasculaires dans la péninsule scandinave (Norvège, Finlande, Suède), et le rôle possible des facteurs climatiques. Les limites inférieures du territoire des plantes alpines fait l'objet d'un vieux débat entre les phytogéographes et les écologues botanistes. Par ailleurs, cet article prend en compte aussi les limites de distribution au contact des climats océanique et continental. Dans une perspective historique, on discute également de l'acidification naturelle continue et ses conséquences sur l'avenir des plantes d'altitude actuelles. Une classification de certaines espèces en fonction des limites inférieures les plus basses de leur territoire est proposée, révélant un optimum marqué des taxa continentaux au-dessus de la zone des arbustes nains, c'est-à-dire entre 1300 et 1500 m. La plupart des taxa centriques ont des distributions limitées (400-600 m), tandis que les espèces ubiquistes ont des distributions plus vastes (800-1 800 m). Il existe des preuves paléoécologiques de l'acidification naturelle continue sous les climats océaniques en Europe de l'Ouest, ce qui a donné des sols fortement podzolizés et pauvres dans la chaîne scandinave. En se basant sur des données paléoécologiques et sur des études des distributions en altitude des plantes alpines dans le centre de la Norvège, on peut émettre deux hypothèses : 1) les arbustes nains dominant, de nature plus océanique, représentent des complexes de végétation en continuelle expansion dans les régions de l'Atlantique Nord, en raison des changements progressifs des sols; 2) les populations les plus occidentales de certaines espèces seront progressivement menacées par les effets combinés d'une augmentation des températures hivernales et des changements progressifs des sols vers un type plus oligotrophe. Pour tester ces hypothèses, on suggère des transplantations expérimentales de certaines espèces le long de gradients climatiques, ainsi que l'étude des macrofossiles.

MOTS CLÉS : Plantes alpines - domaine altitudinal - Espèces centriques - Limites climatiques - Espèces ubiquistes - Acidification naturelle - Complexe de végétation en expansion.

---

* Manuscrit reçu le 17 mars 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 14 juin 1997.

Source : MNHN

INTRODUCTION

Many scientists, mainly phytogeographers, have during the last century contributed to the debate on whether the contemporary disjunct arctic-alpine distributional pattern in the Fennoscandian range, the so-called centric pattern, is a result of glacial survival (the nunatak theory) and/or a result of modern ecological conditions. EILIF DAHL (1951) probably was the first scientist to describe this remarkable disjunctive pattern quantitatively. According to Dahl most alpine plants in Scandinavia avoid the lowlands due to their sensitivity to high summer temperatures. BØCHER (1951, 1954) compared in Greenland and north Europe the behaviour of arctic-alpine plants. Bøcher was very much in favour of an ecological explanation for the characteristic bicentric pattern, with cold summers, continental climate and a neutral or alkaline soil as main components. Later, in the eighties, GAUSLAA (1984, 1985) analyzed the ecophysiology of a selection of alpine plants, especially in relation to their high temperature tolerance, that is, the role of high temperature for their lower range limitation. As to the downward limitation of alpine plants GAUSLAA found that some species avoid lowlands since they are drought sensitive, others, mainly cushion plants with low heat exchange capacity, are probably overheated in lowlands.

The main objective of this paper is to contribute to the debate of what are the main limiting factors determining the vertical ranges of alpine plants in the Fennoscandian range. The discussion is based on recently published data about distribution and autecology of mountain plants (e. g. GAUSLAA, 1984; HOLTEN, 1986; GJÆREVOLL, 1990; GUISAN *et al,* 1995). The information about the vertical range of single plant taxa and their ecology in a coast-inland transect in Central Norway, is taken from HOLTEN (1986, in prep).

AREA DESCRIPTION

The area studied (latitude: 63 degrees N) by HOLTEN (1986) is a 135 km long coast-inland transect in Central Norway, with very steep climatic gradients both in thermic and hygric respect. The transect forms a right angle to a defined coast line, and passes through the hilly and low mountain zone in the outer to middle fiord district, to the a very rugged area with mountains (maximum 1880 m) with alpine relief in the inner fiord district. The transect ends at the main watershed of the Fennoscandian mountain range, an area with more plateau-like and even topography.

The climate in the transect is described in the thermic sense by the altitudinal position of the January and July isotherms (FIG. 1A), and in the hygric sense by the vertical distribution of annual precipitation (FIG. 1B). The latter diagram is worked out by the meteorologist FØRLAND (1979). Figure 1B shows a zone of maximum precipitation (more than 2000 mm) some 20 to 30 km inland from the coast line. At the continental end of the transect, the annual precipitation is less than 400 mm. The precipitation climate, bedrock and topography are regarded as key factors for soil formation and possible long term natural acidification.

MATERIAL AND METHODS

The detailed mapping of vertical distribution ranges of selected plant species, was carried out during the period 1978-1980, and to a smaller extent during the eighties (HOLTEN, 1986) and early nineties. The mapping has resulted in information about distribution ranges of plants along two major and complex climatic gradients: 1. Along the oceanicity - continentality gradient, or coast - inland gradient, and 2. Along the vertical gradient from lowland towards higher levels. The field mapping was based on information about the altitude (later expressed as 100m belts on the maps of vertical ranges) of each mapped locality plus the distance from the coast, the latter being expressed as position in a 'coast distance zone' from 1 to 27 from the extreme coast to the main watershed at Dovrefjell in South Central Norway. Each 'coast distance zone' is 5 km broad (see FIG. 1A).

ALTITUDINAL RANGES OF ALPINE PLANTS

Maps depicting vertical distribution of plant species are scarce in the phytogeographical literature (HOLTEN, 1986). However, there exist a lot of relevant information about upper and lower distribution limits of mountain plants in various parts of the Fennoscandian range. e. g. in GJÆREVOLL (1990), ENGELSKJØN (1994). HOLTEN (in prep.) has studied and mapped the vertical distribution patterns of the bicentric, southern unicentric species and some less frequent ubiquitous mountain plant species in a coast-inland transect in Central Norway, totally 72 species (TAB. 1). These species are classified into subgroups according to their lower limits and altitudinal pattern in the vertical transect studied. The 15 boreal-alpine species from the 'Continental' group in Table 1, (= 'The *Carex* ornithopoda subgroup' + 'The *Festuca ovina* subgroup') have their optimum occurrence below the birch timberline, but mainly within the north boreal vegetation zone (mountain forest zone).

The alpine group in Table 1 is subdivided according to the position of lower distribution limits. 'The *Draba oxycarpa* subgroup' is a strictly alpine group, with no occurrences below the birch timberline. The altitudinal ranges of this subgroup are fairly narrow, varying from 200m for *Sagina caespitosa*, to 800m for *Cerastium arcticum*. The *Draba oxycarpa* subgroup contains almost exclusively bicentric (see FIG. 2.5) or southern unicentric species. The only exception is *Carex rufina*, which is close to be a ubiq-

Source : MNHN

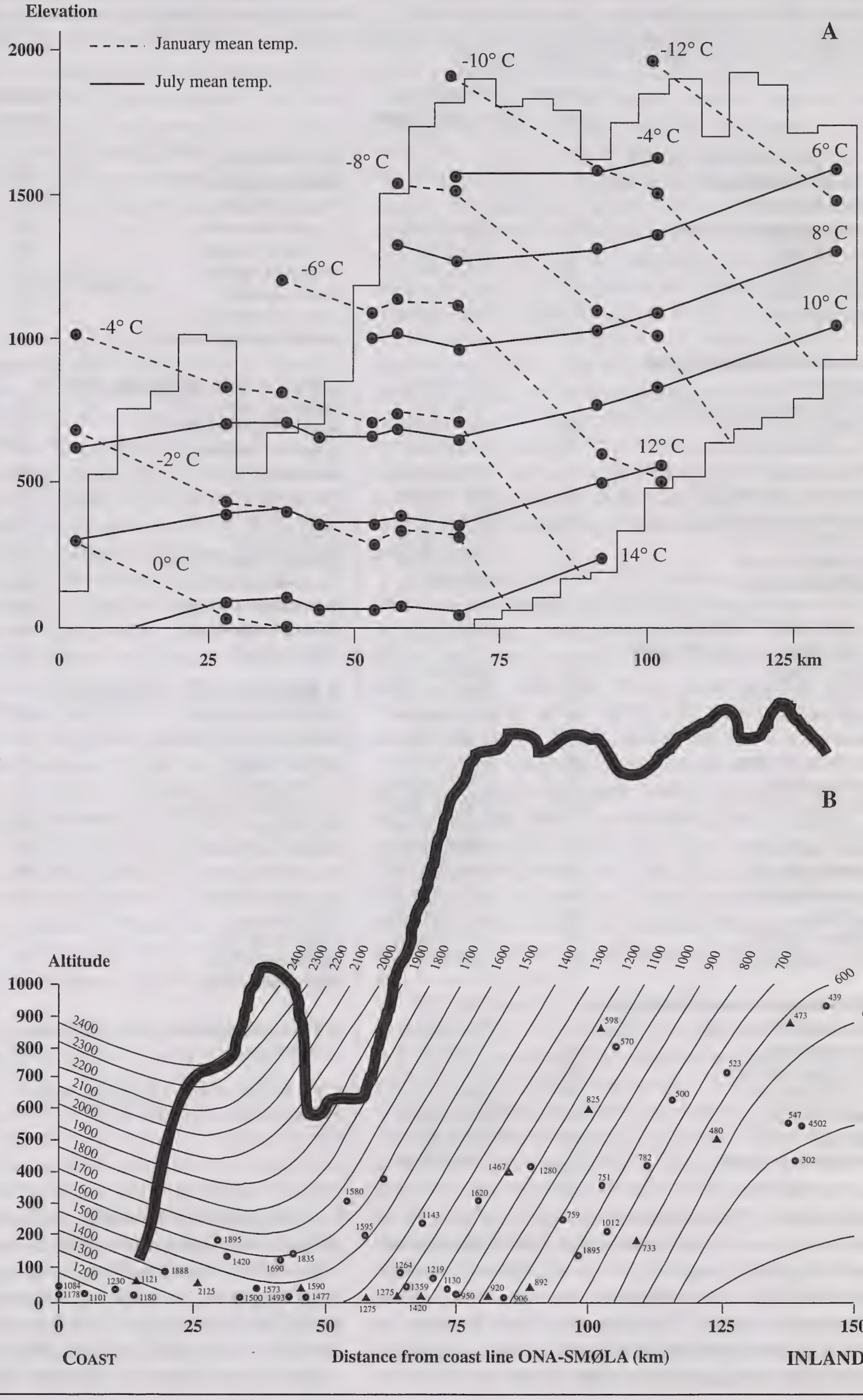


FIG. 1. A.– The position of the January and July isotherms in relation to topography, based on calculations using lapse rates.

Position des isothermes de janvier et juillet selon la topographie, calculée sur les taux de changement dans le temps.

FIG. 1. B.– Annual precipitation in MØRE & ROMSDAL country as a function of distance from the coast line and altitude of meteorological stations. The figures denote normal annual precipitation (After FØRLAND, 1979): Triangles: Meteorological stations within the transect investigated; Dots: Meteorological stations outside the transect. Topography inserted as broad, black line.

Précipitations annuelles dans la région de More et Romsdal en fonction de la distance par rapport à la côte et à l'altitude des stations météorologiques. Les figures indiquent des précipitations annuelles normales (d'après FØRLAND, 1979). triangles : stations météorologiques dans le transect étudié; points : stations météorologiques à l'extérieur du transect. La topographie est indiquée par la courbe noire.

Source : MNHN

TABLE I.– A survey of the vertical ranges (+- 50m) of selected alpine vascular plant species in the coast-inland transect in Central Norway (HOLTEN in prep.). Abbreviations: B = bicentric, U = ubiquitous, SU = southern unicentric. Symbol in parentheses means affinity to the group concerned. *Étude sur une altitude de +- 50 m de quelques espèces de plantes vasculaires alpines le long du transect côte-arrière pays dans le centre de la Norvège (HOLTEN en préparation). Abréviations : B = bicentrique, U = ubiquiste, SU : unicentrique du Sud. Les symboles entre parenthèses indiquent une affinité avec le groupe concerné.*

	Centricity group	Vertical range (lower-upper limit)
A. THE CONTINENTAL GROUP		
a. The *Carex ornithopoda* subgroup		
Elymus alaskanus ssp. *subalpinus* (FIG. 2.6)	(B)	450-1250 m
Juncus arcticus	B	650-1150 m
Primula stricta	B	650-1050 m
Carex vesicaria	–	550–1050 m
Salix starkeana	–	450–1050 m
b. The *Festuca ovina* subgroup		
Festuca ovina	–	0–1650 m
Aconitum septentrionale (FIG. 2.2)	–	0–1550 m
Primula scandinavica	(B)	350–1450 m
Calamagrostis stricta	–	0–1550 m
Salix arbuscula	U	450–1250 m
Gentianella amarella	–	450–1250 m
Cystopteris montana	–	550–1550 m
Hierochloe odorata	–	650–1150 m
Botrychium boreale	–	550–1150 m
Alopecurus aequalis	–	550–1350 m
B. THE ALPINE GROUP		
a. The *Draba oxycarpa* subgroup		
Draba oxycarpa	B	1050–1650 m
D. alpina (FIG. 2.5)	B	1050–1750 m
Luzula arctica	B	1050–1650 m
Poa arctica	B	1150–1750 m
Cerastium arcticum	B	950–1750 m
Phippsia algida	B	1150–1650 m
Koenigia islandica	(B)	1050–1650 m
Carex rufina	U	1150–1350 m
Sagina intermedia	(B)	1150–1650 m
Ranunculus nivalis	B	1250–1650 m
Campanula uniflora	B	1250–1650 m
Poa stricta	SU	1150–1650 m
Stellaria crassipes	B	1250–1650 m
Sagina caespitosa	B	1450–1650 m
b. The *Artemisia norvegica* subgroup		
Artemisia norvegica	(SU)	650–1750 m
Carex misandra	B	750–1750 m
Kobresia myosuroides	B	850–1650 m
Papaver radicatum	B	150–1750 m
Silene uralensis	B	850–1750 m
Saxifraga cernua	(B)	750–1750 m
Equisetum variegatum	U	750–1550 m
Minuartia stricta	(B)	850–1650 m
Draba fladnizensis	B	850–1750 m
Petasites frigidus	U	750–1650 m
Gentianella tenella	(B)	850–1650 m
Chamorchis alpina	(B)	950–1350 m
Minuartia rubella	B	850–1350 m
Carex aquatilis	U	750–1350 m
Luzula parviflora	B	950–1250 m
Vahlodea atropurpurea	(B)	750–1250 m
c. The *Astragalus norvegicus* subgroup		
Astragalus norvegicus	(B)	350–1350 m
Saxifraga adscendens	U	350–1450 m
Epilobium davuricum	U	550–1450 m
Astragalus frigidus	B	650–1350 m
Equisetum scirpoides	U	450–1450 m
Carex parallela	B	650–1450 m
Draba daurica	(U)	450–1450 m
Kobresia simpliciuscula	SU	750–1350 m
Carex microglochin	(B)	550–1250 m
Potentilla nivea	(B)	450–1450 m
Oxytropis lapponica	(B)	750–1550 m
Carex capitata	(B)	950–1250 m
d. The *Pedicularis oederi* subgroup		
Pedicularis oederi	SU	350–1750 m
Carex saxatilis (FIG. 2.3)	U	350–1450 m
Carex atrofusca	(B)	450–1550 m
Salix myrsinites	U	350–1250 m
Carex buxbaumii ssp. *alpina*	U	350–1250 m
Poa flexuosa	(SU)	950–1750 m
Saxifraga cespitosa	U	650–1750 m
Juncus castaneus	(B)	450–1450 m
Minuartia biflora	U	650–1750 m
Carex atrata	U	250–1650 m
Dryas octopetala	U	450–1750 m
Asplenium viride	U	250–1150 m
Leucorchis albida	U	450–1250 m
e. The *Cardaminopsis petraea* subgroup		
Cardaminopsis petraea	(SU)	150–1150 m
f. The *Cryptogramma crispa* subgroup		
Cryptogramma crispa (FIG. 2.4)	U	50–1250 m

uitous species. 'The *Artemisia norvegica* subgroup' and 'The *Astragalus norvegicus* subgroup' contain species with broader altitudinal ranges in the transect, from *Chamorchis alpina* with 400 m to 1100 m for *Artemisia norvegica* and *Saxifraga adscendens*. The extreme altitudinal range of *Papaver radicatum* (1600 m) is due to secondary and unstable populations on gravelly riversides in the lowlands.

The subgroups Bb and Bc in Table 1 have more or less frequent occurrences in the north boreal zone, but rarely below 750m. Some low-lying localities are found on gravelly river-sides in the lowlands, e. g. *Papaver radicatum.* The subgroups Ba, Bb and in part Bc in Table 1 have a predominance of more or less centric species. 'The *Astragalus norvegicus* subgroup' include species which are more or less equally dis-

Source : MNHN

tributed in the north boreal and low alpine zone.

'The *Pedicularis oederi* subgroup' includes species that are common down to 350 m and species with a wide vertical range (maximum 1400 m), with frequent occurrences in the south to middle boreal forest zones. In this group only *Pedicularis oederi, Carex atrofusca, Poa flexuosa* and *Juncus castaneus* represent some degree of 'centricity' in their distribution. Because of their deviating altitudinal pattern, *Cardaminopsis petraea* and *Cryptogramma crispa* (FIG. 2.4) form their own one-species groups.

DISCUSSION

Figure 2 shows principally very different vertical distribution ranges of mountain plant taxa in Central Norway. *Blechnum spicant* (FIG. 2.1) occupies the boreal-alpine and humid part of the transect. According to the correlative study by HOLTEN (1986), the pattern of this species is limited by three different climatic factors: Upwards and towards east by winter temperature, downwards and east by too low humidity, and upwards and towards west by summer temperature. The vertical range of the eury-thermic and fairly eutrophic species *Aconitum septentrionale* (FIG. 2.2) is interpreted as a result of the species' general avoidance of areas with mild winters, frequently named 'South-west Coast Avoiding Species' (DAHL, 1951), that is, species having optimum horizontal ranges within the circumboreal area, characterized by low winter temperatures and little snow cover. However, looking more closely at the vertical range of *Aconitum septentrionale,* the correlation of the western limits with the January isotherms is relatively weak, except for the very western and lowland limit in the transect. Another possible explanation of relatively steep western limitations, like that of *Aconitum septentrionale* and may be for centric taxa in general, e. g. *Draba alpina* (FIG. 2.5), could be resulting from long term edaphic changes in the more oceanic part of the transect, through podzolization and peat formation in less steep and convex upland landscapes.

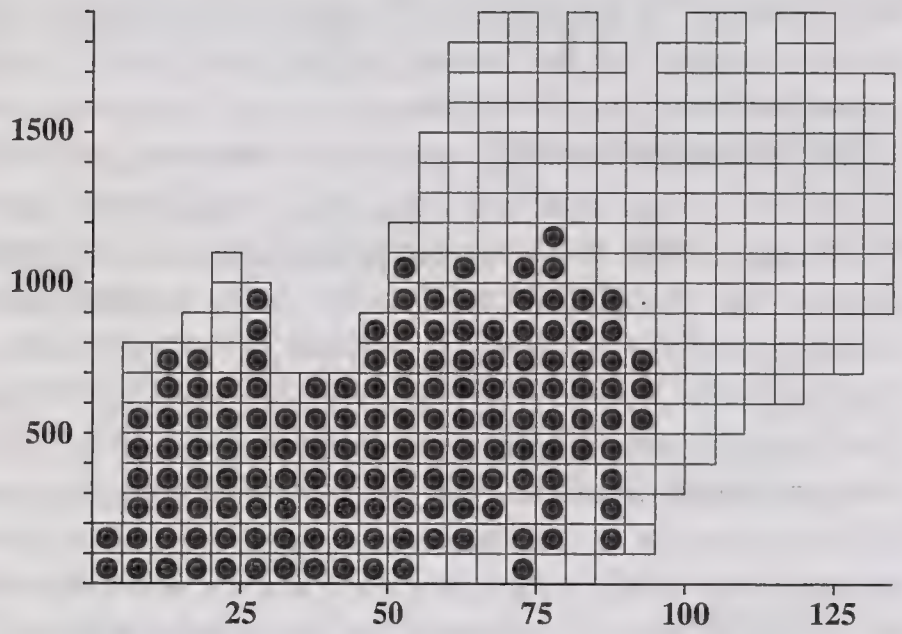
There is good evidence from palaeoecology and palaeohydrology that the chemical quality of soils and water follow interglacial cycles (IVERSEN, 1958), and BIRKS (1986) says: 'Soil deterioration is inevitable in oceanic environments. Extensive podzolization and accumulation of mor humus and peat occur, resulting in widespread acid heath and bog communites ---'. The combination of cool/wet climate (see FIG. 1A + B), acid bedrock, high humidity and convex upland topography in the western two thirds of the transect highly stimulates podzolization and development of oligotrophic vegetation. The oligotrophic boreal and alpine vegetation in this part of Europe is dominated by various dwarf shrub heaths and bogs. In the transect this is expressed as *Calluna* heaths, *Nardus* heaths, *Phyllodoce - Vaccinium myrtillus* heaths and poor fens. Following IVERSEN's (1958) and BIRKS' (1986) general scenarios for vegetation changes in interglacial cycles, one could expect the dwarf shrub heath and bog 'domaine' to represent, in the long run, advancing vegetation complexes in the transect, or in other words, that the more continental and very often eutrophic vegetation complexes, represent retreating vegetation complexes, including retreating range margins for single continental taxa. Nordhagen (1963, 1965) also strongly emphasizes the importance of the 'postglacial humification' as the explanation for some remarkable distribution patterns of centric plants in Central South Norway. He interpretes the small and depauperate specimens of *Rhododendron lapponicum* at its northwestern limit in South Norway as relicts after a much greater distribution in a less humified period in Holocene. NORDHAGEN (1963, 1965) uses the peculiar horizontal patterns of *Rhododendron lapponicum, Euphrasia salisburgensis* and *Saxifraga hieracifolia* in South Norway as strong indications of glacial survival of those taxa on coastal refugia on the Møre coast in Central Norway, and that the oceanic localities have reduced vitality, and their ranges retreating due to the high oceanicity of the climate and long term soil acidification.

HOLTEN & WILMANN (1996) discusses the importance of the steepness of the terrain for the soil processes and the resulting influence on species richness in Central Norway. They found a fairly strong correlation between the vascular plant richness and slope. Due to the more effective podzolization in less steep terrain and in humid, oceanic climates, it is reasonable that occurrences of centric taxa in oceanic areas are confined to unstable soils (= steep) and preferably calcareous ground, where long term natural acidification is very slow or non-existing. One such area with taxa of relictic nature of the latter kind (own observations) is the Romsdal peninsula on the coast of Central Norway. The following more or less centric taxa are found here in steep calcareous slopes combined with extremely humid conditions: *Euphrasia salisburgensis, Cystopteris montana* and *Carex atrofusca.*

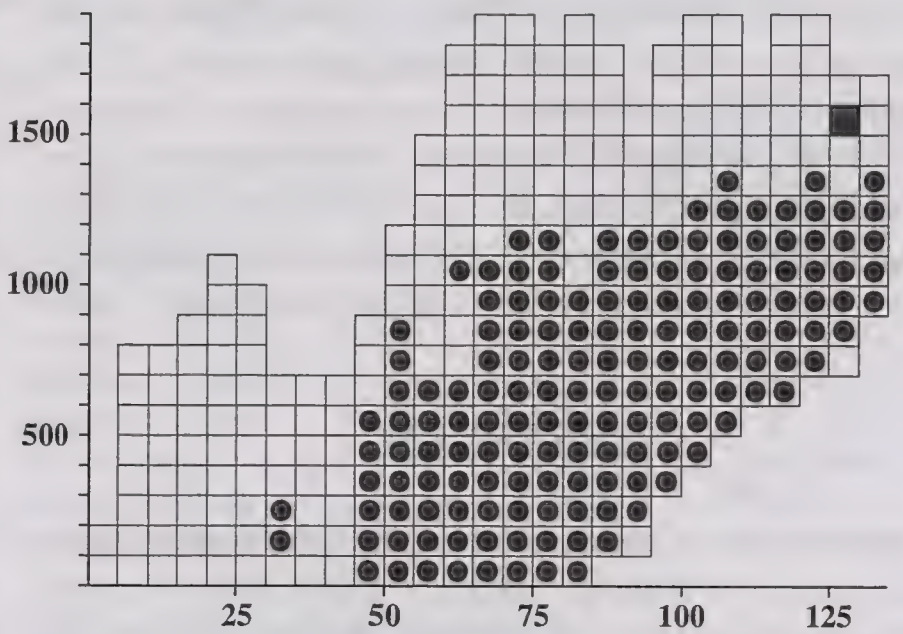
The ubiquitous alpine plant species, having a continuous distribution in the range, have generally much lower-lying lower limits in the transect than the centric ones. In the present material ubiquitous species have lower limits (see Table I, the '*Pedicularis oederi* subgroup') in the range 250 - 350 m a.s.l., for example *Carex saxatilis* (FIG. 2.3) is found in the altitudinal range 350 - 1750 m. *Carex saxatilis* and most other alpine species having a continuous distribution in the Fennoscandian range, are suggested to be typical eurythermic species with a wide altitudinal range. However, a lot of ubiquitous species have their lower limits at sea level in coastal Norway, for example *Alchemilla alpina, Rhodiola rosea* and *Arctostaphylos alpinus.* The ubiquitous species are the dominants in oligotrophic dwarf shrub vegetation, and with optimum in pretty humid and snow-rich areas in

Source : MNHN

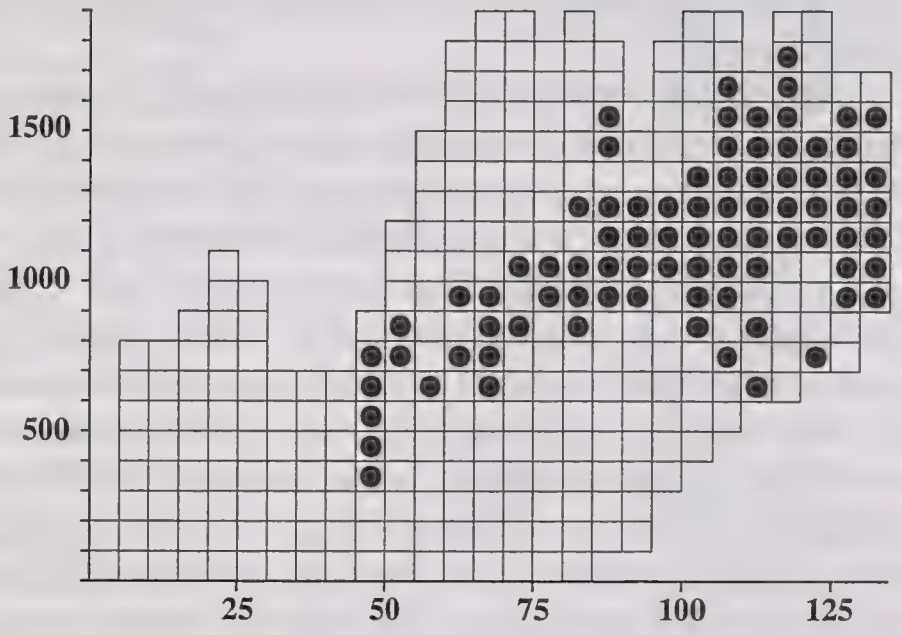
1) *Blechnum spicant*



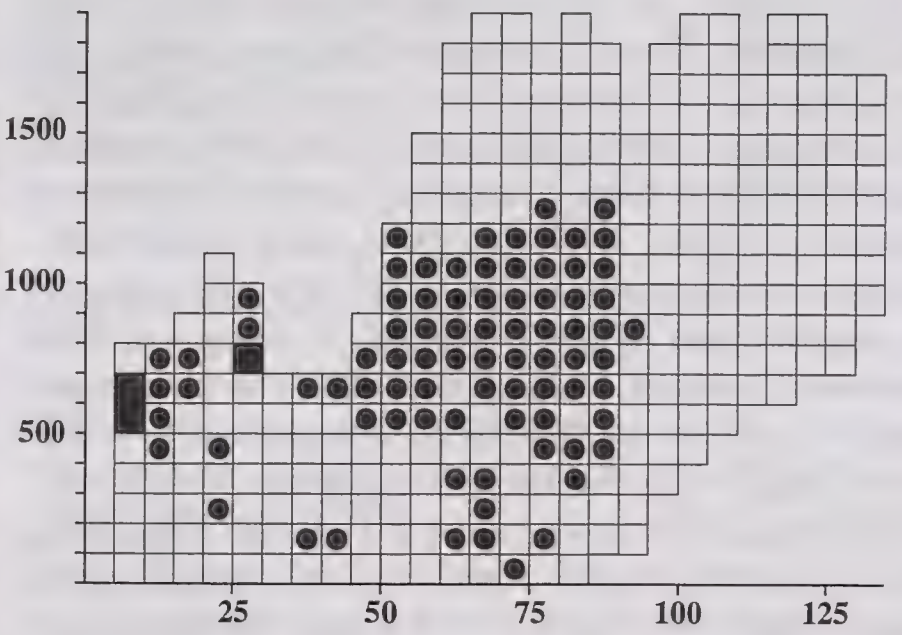
2) *Aconitum septentrionale*



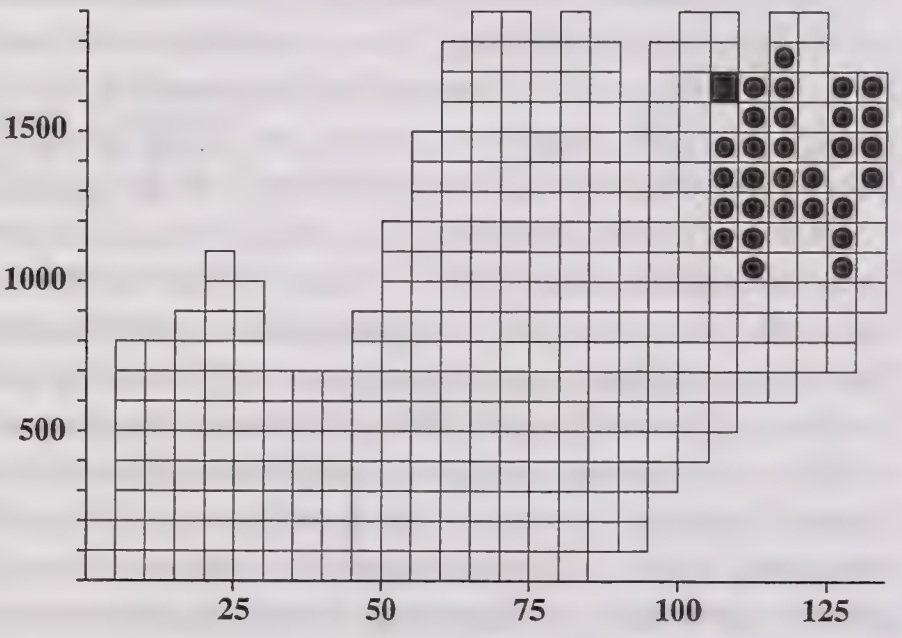
3) *Carex saxatilis*



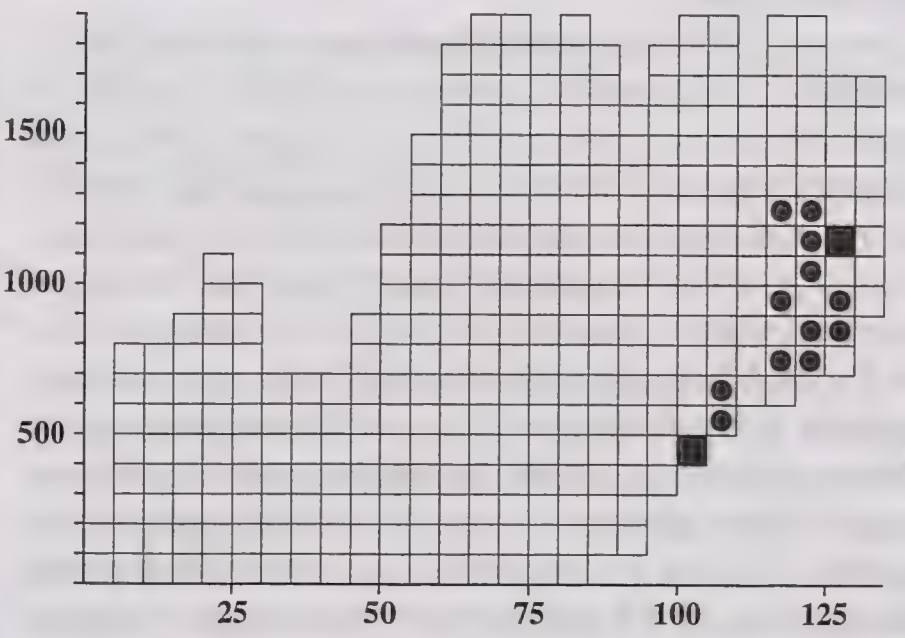
4) *Cryptogramma crispa*



5) *Draba alpina*



6) *Elymus alaskanus* ssp. *subalpinus*



Source : MNHN

the central and western part of the range. The lower altitudinal limit of ubiquitous alpine plants at their eastern range limit, can be interpreted as a drought limit (FIG. 3A). The principally same interpretation can be used to explain the vertical limitation of mountain birch *(Betula pubescens ssp. tortuosa).* Mountain birch and most ubiquitous species have a wide vertical range in snow-rich suboceanic areas west of the main watershed. Eastwards from this optimum area the vertical range is tapering (see FIG. 2.1 and FIG. 3A), probably due to increased stress of the following two limiting factors (HOLTEN, 1986): 1. Increasing danger of frost damage is limiting upwards, and 2. Increasing danger of drought downwards. Those are working hypotheses that has to be tested. A good indication of the general high demands of many ubiquitous species to the hygric oceanicity of the climate, is their complementarity with more xerophilous and 'false' alpine species in the continental districts. *Elymus alaskanus ssp. subalpinus* in figure 2.6 is such a 'false' alpine species occupying a drier and continental part of the transect. The high degree of complementarity between an oceanic and humid group of arctic/alpine plants, and a continental/xerophilous group of arctic/alpine plants, is also shown for horizontal patterns on Greenland by BØCHER (1951, 1954). The species' pair *Alchemilla alpina - Kobresia simpliciuscula* shows this complementarity on Greenland in an excellent way, the former species occupying the humid south-eastern part of Greenland, and the latter occupying the dry and continental part of north-west and north-east Greenland. In the transect studied in Central Norway, *Alchemilla alpina* very much occupies the same altitudinal space as the habitat *Phyllodoce-Vaccinium myrtillus* heaths, indicating snow-rich areas in the transect, whereas *Kobresia simpliciuscula* is growing in wind-swept continental ridges with deep frost in winter. The principal similarity in complementarity and distribution patterns between Greenland and the Fennoscandian range might suggest some degree of 'climax state' in the arctic/alpine ecosystems in the North Atlantic area.

GAUSLAA (1984, 1985) has made a differentiation of alpine species having their lower limits set by heat or drought. From his investigations of cuticular diffusion resistances in alpine plants, he suggests two different explanations of the lower limits for two ubiquitous and amphi-atlantic plants, for *Loiseleuria procumbens* by heat, and *Saxifraga aizoides* by drought.

For the Fennoscandian range we could possibly suggest, as BØCHER (1951, 1954) did for Greenland, a subdivision of the alpine vascular flora into two biological types defined by their main climatic limitations, one continental and more or less 'centric' pattern, and a more oceanic and more or less ubiquitous pattern. Using IVERSEN's (1958) and BIRKS' (1986) hypotheses of extinction of eutrophic species in the oligocratic stage of an interglacial cycle, one may put forward the following working hypotheses (see FIG. 3A-E): 1. The ubiquitous mountain plants in the Fennoscandian mountain range represent a humidiphilous biological type with advancing range limits, and 2. the 'centric' species represent retreating ranges, possibly leading to a natural loss of species diversity within this biological type in the very long run (X1000 years) (see also SÆTERSDAL & BIRKS, 1997). The 'South-west Coast Avoiders' in Figure 3C, like *Aconitum septentrionale* and *Calamagrostis stricta,* as well as the 'xerophytes' *Elymus alaskanus ssp. subalpinus, Androsace septentrionalis, Carex ericetorum* and *Festuca ovina* in Figure 3E, represent more 'false' alpine taxa, because of their demands/tolerances to high summer temperatures and drought.

CONCLUSIONS

In terms of hygric and thermic oceanicity, species with more or less continuous distribution in the Fennoscandian mountain range (= ubiquitous species) occupy the more oceanic and snowrich part of the mountain range. They have a clear preference for oligotrophic habitats, like poor fens, *Nardus* heath, *Calluna* heath and *Phyllodoce-Vaccinium myrtillus* heath, all having an optimum in the western two thirds of the transect. The most disjunctive taxa in the mountain range (= centric species) are continental both in the hygric and thermic sense and nearly always associated with meso- to eutrophic habitats in the dry continental one third of the transect, like eutrophic mountain fens with *Carex atrofusca*, eutrophic *Dryas octopetala heaths,* or habitats strongly influenced by cryo-turbation and permafrost. Typical cryo-turbated communities associated with alpine permafrost are the middle alpine alliance *Luzulion-arcticae* and exposed heaths with *Kobresia myosuroides, Draba fladnizensis* and *Festuca ovina.*

As to vertical range patterns, a selection of less common or rare alpine species (72 species) from the continental and alpine group (TAB. I), are grouped according to their lower distribution limits in the coast - inland transect studied. Table 1 shows an increasing frequency of centric taxa at higher elevations. In the *Draba oxycarpa* subgroup, all

---

FIG. 2.– Selected representatives of vertical range types of alpine species in a coast-inland transect in Central Norway (from HOLTEN in prep). 1. *Blechnum spicant:* Boreal - alpine/oceanic type. 2. *Aconitum septentrionale:* Boreal - alpine/continental type. 3. *Carex saxatilis:* North boreal - alpine/ubiquitous type. 4. *Cryptogramma crispa:* North boreal - alpine/oceanic type. 5. *Draba alpina:* Bicentric/continental type. 6. *Elymus alaskanus ssp. subalpinus:* Weakly bicentric/continental type.

Sélection de quelques espèces alpines typiques le long du transect côte-arrière pays dans le centre de la Norvège (d'après HOLTEN en préparation).

Source : MNHN

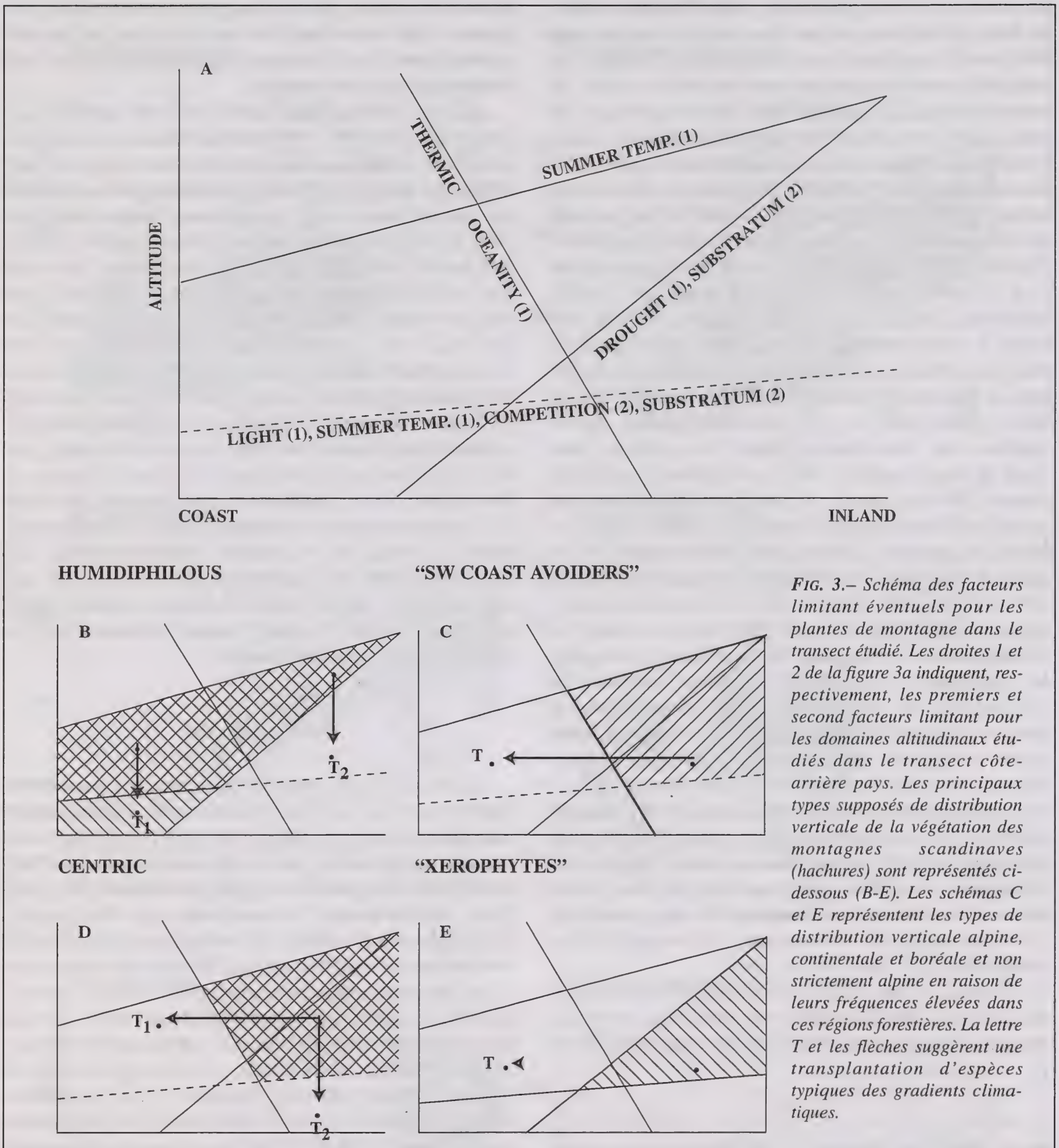


FIG. 3.– Schéma des facteurs limitant éventuels pour les plantes de montagne dans le transect étudié. Les droites 1 et 2 de la figure 3a indiquent, respectivement, les premiers et second facteurs limitant pour les domaines altitudinaux étudiés dans le transect côte-arrière pays. Les principaux types supposés de distribution verticale de la végétation des montagnes scandinaves (hachures) sont représentés ci-dessous (B-E). Les schémas C et E représentent les types de distribution verticale alpine, continentale et boréale et non strictement alpine en raison de leurs fréquences élevées dans ces régions forestières. La lettre T et les flèches suggèrent une transplantation d'espèces typiques des gradients climatiques.

FIG. 3.– A qualitative sketch (above) of the hypothetical limiting factors for mountain plants in the transect studied. The figures '1' and '2' in brackets in 3a above indicate, respectively, the suggested primary and secondary climatic limiting factors for the altitudinal patterns studied in coast-inland transect . The main and hypothetical vertical range types or ecological types of Fennoscandian mountain plants (hatching) are given below (B - E), as 'HUMIDIPHILOUS' (B) and 'CENTRIC' (D) to the left, and 'SW COAST AVOIDER' (C) and 'XEROPHYTES' (E) to the right. C and E in Figure 3 represent boreal-alpine/continental vertical ranges, and are not real alpine because of their relatively high frequency in the forested regions. The T's and arrows illustrate a principal experimental approach by transplanting selected plant species along climatic gradients to test the validity of the above-mentioned hypotheses.

Source : MNHN

species, except *Carex rufina,* are centric. They have an optimum in the elevational belt 1300 - 1500m, with highest frequency on cryo-turbated soils within the alliance *Luzulion - arcticae.* The 'degree of centricity', that is, the distance between the southern and northern disjunctive area for the species in concern, decreases in the subgroups from Ba to Bf in Table 1, or in other words, species in the less centric subgroups (Bc to Bf) have their lower limits below the birch timberline, and are generally ubiquitous in the Fennoscandian range. The *Pedicularis oederi* subgroup is very ubiquitous in nature, having only two weakly bicentric species, *Carex atrofusca* and *Juncus castaneus*, both with absolute lower limits at 450 m. Most ubiquitous species have wide altitudinal ranges (TAB. I), for example *Carex atrata* and *Carex saxatilis,* with altitudinal ranges of 1450 m and 1100 m, respectively. The centric species in the Fennoscandian range are typically sten-oicos species, or maybe stenotherm species, with narrow altitudinal ranges. In the transect studied in Central Norway, most bicentric species have altitudinal ranges of 400 to 600 m, with extreme low value for *Sagina caespitosa* (200 m) and extreme high values for *Artemisia norvegica* (1100 m) and *Papaver radicatum* (1600 m). The high values of the latter two species is due to secondary occurrences on gravelly riversides in the lowlands.

There seems to be palaeo-ecological evidence that a large-scale and long-term natural acidification following interglacial cycles, is going on in the more oceanic areas of northwest Europe, leading to strongly podzolized soils, including depletion of essential nutritional elements in upland and mountain landscapes, and all this probably leading to a less diverse alpine flora dominated by eury-oicos and oligotrophic species. From this evidence one might hypothetize advancing oceanic vegetation complexes consisting of ubiquitous alpine species on podzolized mountain soils. On the other hand the centric taxa might represent retreating range margins in the long run. The potentially advancing patterns are depicted in Figure 3B as vertical range with higher-lying and more narrow optimum going eastwards in the transect. It is uncertain if this lower limit of more ubiquitous and oceanic taxa in the inland district, is directly controlled by climate (drought or heat) or indirectly controlled by climate and interspecific biotic competition mediated by long term edaphic changes. The latter questions have to be tested experimentally, for example using transplantation technique (see the T's in FIG. 3).

There is also uncertainties about the climatic limitation of the centric pattern (FIG. 3D). There is some correlation between the western range margins of centric taxa and the thermic oceanicity (too high winter temperatures) of the climate. The limitation of the centric taxa westwards could therefore be a result of too high humidity giving depleted soils favouring more ubiquitous taxa. There is some evidence of retreating western range margins of centric taxa in south Norway, for example the reduced vitality and depauperate individuals of *Rhododendron lapponicum* at its western limit in central Norway. However, this has to be further investigated, for example by collecting plant macrofossils along a coast-inland gradient in central Norway.

In the long term the centric taxa, or at least some of them, might be threatened by a combined effect of long term edaphic changes and by increasing thermic oceanicity (milder winters) in the north Atlantic area.

The generalized patterns depicted in Figure 3B-E are probably also valid along a transect from the western, external and oceanic Alps to the internal and continental Alps in Central Europe.

REFERENCES

BIRKS, H.J.B., 1986.– Late-Quaternary biotic changes in terrestrial and lacustrine environments, with particular reference to north-west Europe. *In:* BERGLUND, B.E. (ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology.* John Wiley & Sons Ltd: 3-65.

BIRKS, H.H., 1994.– Plant macrofossils and the nunatak theory of per-glacial survival. *In:* LOTTER, A.F. & AMMANN, B. (eds.), *Festscrift Gerhard Lang. Dissertationes Botanicae,* 234: 129-143.

BØCHER, T. W., 1951.– Distributions of plants in the circumpolar area in relation to ecological and historical factors. *J. Ecol.,* 39: 376-395.

BØCHER, T. W., 1954.– Oceanic and Continental Vegetational Complexes in South. West Greenland. *Medd. om Grønland,* 148: 1-336.

DAHL, E., 1951.– On the relation between summer temperature and the distribution of alpine vascular plants in the lowlands of Fennoscandia. *Oikos,* 3 (1): 22 - 52.

DAHL, E., 1990.– History of the Scandinavian alpine flora. Pp. 16 - 21 in: Gjærevoll, O. *Alpine plants.* Tapir publishers. Trondheim. 126 p. 37 plates.

ENGELSKJØN, T., 1994.– High- and Mid-alpine Vegetation in North Scandinavia. Ecology and Thermal Relations. *Tromura,* 74: 1-65.

FØRLAND, E., 1979.– *Annual precipitation as function of altitude and distance from the coast in Møre & Romsdal* (translated from Norwegian). The Norwegian Meteorological Institute, Oslo. 5 p. Unpubl.

GAUSLAA, Y., 1984.– Heat resistance and energy budget in differnt Scandinavian plants. *Holarct. Ecol.,* 7: 1-78.

GAUSLAA, Y., 1985.– Climatic limitations on the distribution of alpine plants. A historical review. *Blyttia,* 43: 75-86.

GJÆREVOLL, O., 1990. Alpine plants. *In:* BERG, R.Y., FÆGRI, K. & GJÆREVOLL, O. (Eds.).– *Maps of distribution of Norwegian vascular plants.* Vol. II. Tapir Publishers. Trondheim. 123 p. 37 plates.

GJÆREVOLL, O., 1992.– *Plantegeografi.* Tapir. Trondheim. 200 p.

GUISAN, A., 1995.– *Potential Ecological Impacts of Climatic change in the Alps and Fennoscandian Mountains.* An Annex to the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) Second Assessment Report, Working Group II-C (Impacts of Climate Change on Mountain Regions). *Ed. Conserv. Jard. Bot. Geneve.* Geneva. 194 p.

HOLTEN, J.I., 1986.– *Autecological and phytogeographical investigations along a coast-inland transect at Nordmøre, Central Norway.* Dr. philos. thesis in botany. University of Trondheim. Unpubl. 349 p. 69 plates.

Source : MNHN

HOLTEN, J.I. & WILMANN, B., 1996.– Habitat and and associated species richness along altitudinal and slope gradients in Grødalen, western Central Norway. *In:* HILL, M.O. (ed.), HOLTEN, J.I., BOREL, J-L, SPADA, F., CRAMER, W. & HUNTLEY, B. *Effects of rapid climate change on plant biodiversity in boreal and montane ecosystems.* Report to CEC DG XII. ENVIRONMENT 1991-1994 Contract No. EV5V-CT92-0090. 146 p.

HOLTEN, J.I., in prep.– *The vertical distribution of 287 plant taxa along a coast - inland transect in Central Norway.* Draft copy. Norwegian Institute for Nature Research. 287 maps.

IVERSEN, J., 1958.– The bearing of glacial and interglacial epochs on the formation and extinction of plant taxa. *Uppsala Universitet Årssk,* 6: 210 - 215.

NORDHAGEN, R., 1963.– Recent discoveries in the south Norwegian flora and their significance for the understanding of the history of the Scandianvian mountain flora during and after the last glaciation. *In: "North Atlantic Biota and Their History".* Pergamon Press, Oxford: 241-260.

NORDHAGEN, R., 1965.– Om vestgrensen for Rhododendron lapponicum (L.) WG. i Syd-Norge (with summary in English). *Avh. Det Norske Vidensk. Akad. i Oslo. I. Mat. -Naturv. Klasse. Ny Serie.* 7: 5-34.

SÆTERSDAL, M. & BIRKS, H.J.B., 1997.– A comparative ecological study of Norwegian mountain plants in relation to possible future climatic change. *J. Biogeogr.,* 24: 127-152.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 139-144

ASPECTS GÉOBOTANIQUES DE LA HAUTE MONTAGNE DANS LE CAUCASE ESSAI DE COMPARAISON AVEC LES ALPES*

Georg NAKHOUTSRICHVILI[1] & Paul OZENDA[2]

[1] *Institut de Botanique de Tbilisi, Géorgie.*
[2] *Laboratoire des Écosystèmes alpins, Université de Grenoble.*
(Chantal.Maguet@ujf-grenoble.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

GEOBOTANICAL ASPECTS OF HIGH MOUNTAIN IN CAUCASUS RANGE, IN COMPARISON TO THE ALPS.
The flora of the Caucasian range is quantitatively comparable to the flora of the Alps, but its origin is quiet different and hence the share of autochtonous elements is larger. The main plant communities growing in the three higher vegetation belts (Subalpine, Alpine and Nival) are emphasized, in relation with the corresponding situation in the Alps.

KEY WORDS: Caucasus - Geobotany - Alpine vegetation.

RÉSUMÉ
(travail original)

La flore de la chaîne caucasienne est quantitativement semblable à celle des Alpes, mais son origine est différente et la part des éléments autochtones est plus grande. Les principales formations de la végétation des trois étages de haute montagne (subalpin, alpin et subnival) sont caractérisées et comparées à la situation correspondante des Alpes.

MOTS CLÉS : Caucase - Géobotanique - Végétation alpine.

INTRODUCTION

Ce texte est constitué de la conférence de G. NAKHOUTSRICHVILI donnée au cours du colloque, ainsi que de notes et observations recueillies par les deux auteurs au cours et à la suite du symposium Alpes-Caucase organisé par le CNRS et les Académies des Sciences de Géorgie et de Russie en juillet et août 1974 et non publiées.

ORIGINE ET GENÈSE DE LA FLORE

La flore du Caucase doit sa richesse, évaluée à 6000 espèces vasculaires, à la situation géographique de la chaîne aux confins de la région méditerranéenne et de l'Asie sud-occidentale, et à son amplitude altitudinale qui englobe tous les étages de végétation, du subtropical colchidien ou du continental caspien au subnival.

Elle est issue en majeure partie de souche autochtone, différenciée à partir de la flore thermophile qui couvrait la région au Tertiaire.

En revanche, les éléments immigrés sont relativement moins importants, probablement en raison de l'éloignement des foyers de flore orophile nordique et centrasiatique. Le contingent arctico-alpin n'est pas négligeable, mais il manque par exemple les *Salix* nains. D'autre part, les genres tels que *Primula, Androsace, Saxifraga, Pedicularis,* qui comptent dans les chaînes alpines des sections entières (OZENDA, 1996) affines de la flore des hautes chaînes d'Asie centrale, sont ici relativement moins bien représentés.

L'endémisme est couramment crédité d'un millier d'espèces. Mais en réalité beaucoup d'entre elles sont des subendémiques caractéristiques non de la chaîne seule, mais de l'ensemble des pays caucasiens. Si l'on s'en tient aux endémiques strictes et aux espèces linnéennes, l'effectif probablement sous-estimé serait de l'ordre de 400 environ (GROSSHEIM, 1948).

En comparaison, la flore des Alpes est évaluée à 4500 espèces, dont 350 endémiques (PAWLOWSKI). 1100 espèces seraient communes avec la flore du Caucase, mais elles se

* Manuscrit reçu le 21 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 2 mars 1998.

Source : MNHN

trouvent pour les trois quarts dans les étages inférieurs ou moyens, beaucoup d'entre elles appartenant au fonds général des flores tempérées. Les deux chaînes comptent en commun une trentaine d'arbres, et sensiblement autant d'arbustes ; mais il faut y ajouter les couples vicariants, notamment parmi les grandes espèces forestières :

Caucase	**Alpes**
Fagus orientalis	*F. silvatica*
Pinus kochiana	*P. silvestris*
Abies nordmanniana	*A. alba*
Picea orientalis	*P. abies*
Acer trautwetteri	*A. pseudoplatanus*
Sorbus caucasigena	*S. aucuparia*
Betula litwinowii	*B. pubescens*

La vicariance, tant systématique qu'écologique, de ces espèces dominantes constitue le principal aspect de la parenté entre la végétation des deux chaînes. Toutefois, il faut mentionner que le Sapin et l'Épicéa du Caucase sont affines d'espèces d'Europe du Sud ou d'Asie mineure ; ainsi *Picea orientalis* appartient à la section *Omorica* de ce genre.

En ce qui concerne la flore herbacée, on recense 110 Graminées en commun, 27 carex, 40 fougères.

Les affinités de la flore de haute montagne avec celle des Alpes sont moins évidentes. Cependant, d'après JEROSCH, se trouveraient dans l'étage alpin du Caucase 120 des 420 espèces de la flore de l'étage alpin de Suisse, soit 29 % de cette dernière. Bon nombre d'espèces arctico-alpines sont communes aux deux chaînes, ainsi :

Lloydia serotina	*Epilobium anagallidifolium*
Juncus triglumis	*Saxifraga flagellaris*
J. alpinus	*Cerastium cerastioides*
Carex rupestris	*Potentilla nivea*
Trisetum spicatum	*P. crantzii*
Tr. distichophyllum	*Gentiana nivalis*
Polygonum viviparum	*Gnaphalium supinum*
	Thalictrum alpinum

Mais des genres représentés de part et d'autre par de nombreux représentants n'ont que 1 à 3 espèces en commun *(Gentiana, Saxifraga)* ou même aucune *(Campanula).*

L'ÉTAGE SUBALPIN

Il peut être défini en un premier temps, au Caucase aussi bien que dans les chaînes alpines, comme la tranche d'altitude comprise entre la limite supérieure des forêts denses et celle des derniers végétaux ligneux. Cette définition essentiellement physionomique sera précisée plus loin par l'étude des écosystèmes constituant l'étage.

Sa structure est très différentes selon que l'on considère le Caucase oriental, où elle est relativement simple, ou bien le Caucase occidental et central où on peut distinguer deux sous-étages : un subalpin inférieur occupé par des bois clairs prolongeant les forêts de l'étage montagnard et un subalpin supérieur dit ici des arbres rabougris. En outre, une particularité du Caucase occidental est la luxuriance et la variété des formations herbacées.

Le subalpin oriental

Dans le tiers oriental de la chaîne, c'est-à-dire dans la partie qui forme la frontière entre la Russie et l'Azerbaïdjan, la forêt de l'étage montagnard est dominée par *Fagus orientalis* et s'élève jusqu'à 2400 mètres. Un chêne oriental, *Quercus macranthera,* qui peut dépasser une taille de 25 mètres, déborde cette limite et constitue le principal ligneux de l'étage subalpin, où sa taille se réduit progressivement en altitude jusqu'à des buissons vers 2600 mètres. Dans le Petit Caucase, il est accompagné de Genévriers *(Juniperus polycarpos, J. foetidissima, J. depressa)* qui forment une grande part des groupements arbustifs. Dans le tapis herbacé dominent les pelouses steptiques à *Kobresia.* Il est difficile de faire, dans cet appauvrissement, la part qui revient à un long surpâturage ou bien à l'aridité du climat aux confins de l'Asie occidentale. Ce subalpin semi-aride, qui annonce les montagnes iraniennes, n'a aucun équivalent dans les chaînes alpines d'Europe.

Les forêts claires du subalpin inférieur

Cette formation est celle qui est apparemment la plus différente du niveau homologue des Alpes et des autres chaînes affines (Pyrénées, Carpates, Balkans). Les conifères subalpins de ces chaînes *(Larix, Pinus cembra, P. uncinata, P. mugo, Juniperus alpina)* font défaut au Caucase. Seuls les arbres forestiers de l'étage montagnard supérieur *(Abies nordmanniana, Picea orientalis, Pinus kochiana,* auxquels s'ajoutent *Acer trautwetteri* et *Betula litwinowii)* remontent dans la base du subalpin, où ils conservent leur stature érigée et constituent des bois clairsemés. Rappelons toutefois que dans les chaînes du système alpin les espèces forestières montagnardes peuvent remonter localement dans la base de l'étage subalpin : ainsi le sapin en certains points des Pyrénées, l'épicéa dans les Alpes, le Pin sylvestre en Haute-Provence, le Pin de Heldrich dans les hautes montagnes balkaniques (OZENDA, 1985).

L'essentiel du terrain est occupé dams le subalpin caucasien par une mosaïque des autres formations décrites ci-après : les fourrés et landes de ligneux réduits ou prostrés, les mégaphorbiaies, les prairies.

Les bois rabougris du subalpin supérieur

Ce sont des formations d'arbres ou d'arbustes bas, prostrés ou en espalier, qui constituent la timberline. L'amplitude altitudinale est plus grande que celle de la Kampfzone des Alpes : elle peut s'étaler sur plusieurs centaines de mètres, entre les altitudes correspondant à peu

Source : MNHN

près aux températures de 11,5° C et 9,5 °C du mois le plus chaud. Sa base se situe vers 2 100 mètres dans le Caucase occidental (sensiblement comme dans les Alpes : la latitude est un peu plus basse, mais le climat plus océanique) et vers 2 650 mètres dans le Caucase oriental. Des fourrés de *Fagus orientalis, Betula litwinowii* et *Sorbus caucasigena* (respectivement proches de *Fagus silvatica, Betula pubescens* et *Sorbus aucuparia)* caractérisent la frontière avec l'étage forestier supérieur.

La composition de la timberline est très différente suivant les secteurs du Caucase, mais toujours riche en endémiques. Elle est très variée dans le tiers occidental de la chaîne et surtout dans le secteur colchidien, avec *Betula medwedewii, B. megrelica, Quercus pontica, Rhamnus imeretina, Corylus colchica, Sorbus subfusca, Daphne alboviana,* des *Salix* arbustifs et plusieurs *Rhododendron : Rh. ungernii, Rh. smirnowii, Rh. luteum, Rh. caucasicum.* Il peut paraître surprenant que dans les conditions froides de ce niveau subalpin domine une flore ligneuse sempervirente qui d'après sa genèse est un dérivé d'une époque à climat subtropical. Cette persistance semble pouvoir être attribuée à l'importance des précipitations et de la couverture nivale : ainsi *Quercus pontica* et *Rhododendron ungernii* ont besoin de précipitations supérieures à 3 mètres par an et ne descendent qu'exceptionnellement au-dessous de 1 500 mètres ; *Rhododendron luteum, Ilex colchica* et d'autres peuvent descendre jusqu'au bord de la mer là où les pluies dépassent 1,5 mètre. Cependant, le refroidissement depuis le Pliocène a éliminé beaucoup de ces ligneux de souche subtropicale (DOLUCHANOW).

Les mégaphorbiaies

La fréquence et la luxuriance des grandes mégaphorbiaies sont un trait caractéristique du subalpin caucasien. Elles sont répandues dans tout le grand Caucase occidental et central (et localement dans le Petit Caucase) ; leur richesse floristique atteint son maximum dans le secteur colchidien, où elles renferment de nombreuses endémiques.

Ce sont des formations herbacées mésophiles ou hygromésophiles de taille exceptionnelle, pouvant atteindre 2,5 à 3 mètres. Elles sont développées dans des stations longtemps enneigées et où l'humidité de l'air est accentuée par la rosée et les brouillards. La pente du terrain est faible ou moyenne, le sol très humifère. Dans les conditions humides de la Colchide, elles peuvent descendre en stations isolées dans l'étage forestier ; inversement, elles évitent les parties sèches et les gorges.

Elles sont bien caractérisées par leur structure, le rythme de leur phénologie et leur composition spécifique (NAKHUTSRICHVILI, 1997).

Elles présentent souvent une structure à plusieurs strates qui ont la particularité d'être composées des mêmes espèces. La strate supérieure est formée de leurs inflorescences ; la strate moyenne de la masse des feuilles étroitement imbriquées ; la strate inférieure est faite de la partie inférieure des tiges, souvent si serrées quelles excluent généralement d'autres espèces, faute de place et de lumière, tolérant parfois quelques plantes transgressives du sous-bois forestier, ou une strate muscinale.

Le cycle annuel est très rapide. Elles poussent très vite à partir de fin mai ou début juin, et présentent un maximum de floraison début août.

La composition floristique, bien que moins riche que celle des pelouses subalpines, est cependant remarquable, notamment par la stature des Heracleum *(H. mantegazzianum, H. pubescens, H. sosnowskii).* Parmi ces herbes géantes, d'autres Ombellifères *(Angelica tatianae, Tommasinia purpurascens),* des Composées *(Senecio platyphylloidea, S. nemorensis, Inula magnifica, Telekia speciosa, Pyrethrum macrophyllum),* des Dipsacacées *(Cephalaria gigantea, Knautia montana),* des Renonculacées *(Aconitum nasutum, A. orientale),* une douzaine de Delphinium, des Campanules, des Valérianes. À ces espèces, pour la plupart endémiques du Caucase, il faut ajouter des éléments européens, méditerranéens ou d'Asie mineure : *Petasites albus, Chaerophyllum maculatum, Anthriscus nemorosa,* et des Graminées (GAGNIDZE).

D'une étude comparative des aires des espèces et de leur appartenance aux grands courants floristiques, GAGNIDZE conclut que les mégaphorbiaies caucasiennes sont essentiellement autochtones et d'origine remontant au Miocène, mais enrichies ensuite à partir d'éléments provenant des montagnes d'Asie mineure et d'Asie centrale, et même d'éléments boréaux ayant atteint la haute chaîne à travers le plateau de Stavropol.

Ces mégaphorbiaies caucasiennes ne semblent pas être l'équivalent des groupements que l'on désigne du même nom dans les Alpes, que la nomenclature phytosociologique range dans les *Betulo-Adenostyletea* (ELLENBERG ; WILLMANS) et qui sont souvent écologiquement en relation avec les brousses *d'Alnus viridis.* Certes, quelques espèces sont en commun, comme *Aconitum nasutum, Telekia speciosa, Petasites albus,* des *Cicerbita,* des *Doronicum ;* mais *Geranium silvaticum* ou les *Veratrum* ne peuvent pas être considérés au Caucase comme des espèces de mégaphorbiaies. Les groupements à hautes herbes du Caucase sont une formation hautement originale par le nombre des espèces, le taux d'endémisme et le gigantisme.

Les prairies à herbes courtes et les pelouses

Elles sont plus variées que les mégaphorbiaies, et plus riches en espèces.

Comme dans les Alpes, les prairies à *Calamagrostis arundinacea* sont répandues sur les fortes pentes, les lisières des forêts de conifères et des bois de Bouleau. Une formation importante jusqu'à l'altitude de 2 200 mètres, et que l'on peut rapprocher écologiquement du groupement à *Trisetum flavescens* des Alpes, est une prairie de *Hordeum violaceum*

Source : MNHN

avec participation de *Heracleum asperum, Carum carvi, Ranunculus elegans, Anthriscus memorosa, Seseli transcaucasica;* ce sont les meilleures prairies de fauche.

À la différence des Alpes, sur les replats et les pentes moyennes s'étalent des groupements des Brometo-Agrostideta, avec *Bromopsis variegata* et *Agrostis tenuis.* À noter également le développement pris par les prairies latifoliées à *Trollius patulus, Anemone fasciculata, Ranunculus caucasicus, Scabiosa caucasica, Geranium ibericum, Inula orientalis* avec *Betonica macrantha.*

L'ÉTAGE ALPIN

Du fait que l'étude phytosociologique du Caucase n'est pas aussi avancée que celle des Alpes ou des Pyrénées, et qu'il n'existe pas de système comparable à celui des chaînes alpines, une comparaison méthodique avec l'étage alpin de ces dernières semble pour le moment impossible (WALTER, 1974). Nous allons toutefois essayer de mettre en parallèle les groupements les mieux connus de l'Alpin caucasien avec ceux des Alpes, en suivant l'ordre habituellement adopté dans les descriptions de ces derniers.

Les groupements de rochers et éboulis

Ces groupements sont caractérisés, comme dans les chaînes alpines, par leur richesse en genres tels que *Campanula* (une centaine d'espèces), *Saxifraga, Draba, Cerastium, Arenaria.* Ce sont les groupements calcicoles du Caucase occidental qui sont les plus riches. Mais on y compterait plus de 80 % d'endémiques, de sorte que les unités phytosociologiques sont probablement très différentes de celles qui ont été classiquement décrites dans les Alpes, les Pyrénées ou les Carpates roumaines.

Les groupements chionophiles

Dans les groupements chionophiles à longue couverture nivale et brève période végétative, à tapis herbacé ras de 3 à 5 centimètres, *Sibbaldia semiglabra* et *S. parviflora* paraissent les espèces les plus caractéristiques, associées à des *Rananculus, Taraxacum, Veronica* et de nombreux *Alchemilla.* Mais il manque le groupe des Saules nains *(Salix herbacca, S. reticulata, S. retusa);* les Saules d'altitude (*S. apoda, S. kasbekensis)* sont des espèces frurticuleuses, d'écologie différente.

Les prairies à Dicotylédones

Ces prairies principalement sur terrain peu incliné et sur terre fine, comprennent de nombreuses plantes à rosette (des *Plantago, Primula, Trifolium, Campanula)* ou à stolons *(Antenaria dioica);* sur les calcaires le groupement à *Dryas caucasica,* vicariant du *Dryadetum octopetalae* des Alpes. Mais les prairies à *Geranium gynmocaulon* si répandues dans le Caucase occidental ne paraissent pas avoir d'équivalent alpin.

Les pelouses à graminoides

Les pelouses à graminoides (Graminées et Cyperacées) sont les plus importantes. Certaines paraissent sensiblement identiques à celles des Alpes : *Deschampsietum, Psietum caespitosae, Nardetum strictae.* Ce dernier a sensiblement la même composition (avec *Leontodon hispidus, Phleum alpinum)* et la même écologie dans les deux chaînes ; toutefois, il reste confiné en altitude au Caucase, alors qu'il descend assez bas dans les Alpes.

Pour d'autres groupements prairiaux, l'analogie est moins évidente. Le *Festucetum variae* est répandu au Caucase, à toutes expositions et pentes, mais avec préférence pour les versants au sud ; il est très riche en espèces *(Betonica macrantha, Polygonum carneum, Helictotrichon pubescens* sont de bonnes caractéristiques) et en variantes (à *Festaca woronowii* par exemple). Ce Festucetum s'étend du Subalpin à l'Alpin supérieur, et on en voit des fragments avec *Kobresia schoenoides* jusque dans l'étage subnival. Mais il n'est pas certain qu'il soit l'équivalent des pelouses à *Festuca varia* et à espèces voisines (comme *F. scabriculmis)* des Alpes, elles aussi développées surtout sur les pentes siliceuses exposées au sud. Les pelouses à *Carex sempervirens* existent dans les deux chaînes, mais au Caucase elles contiennent presque toujours *Carex meinshauseniana* (dans le subalpin) et *Carex tristis* (dans l'alpin).

D'autres groupements graminoïdes sont plus nettement différents de ceux des Alpes, quoique vicariants : sur les crêtes ventées *Elynetum myosuroides,* sur calcaire *Kobresietum capillaris* et une association à *Carex pontica* et *Woroninia speciosa* qui se rapprocherait par son écologie du *Caricetum firmae* alpin (NAKHUTSVICHVILI, 1997).

Un couple a été bien étudié : la comparaison du *Caricetum tristis* caucasien et du *Caricetum curvulae* alpin. Les recherches faites en commun avec les botanistes autrichiens ont montré une ressemblance étonnante de la structure de ces deux écosystèmes, microclimat, échanges d'énergie, régime de l'eau, photosynthèse, respiration du sol, destruction de la phytomasse (*in* RABOTNOV, 1987).

Végétation xérophile

C'est la végétation xérophile du Caucase oriental (Daghestan) et du Petit Caucase qui diffère le plus nettement de l'étage alpin des Alpes, notamment par la présence :

- des steppes de haute montagne, à *Stipa daghestanica, St. pulcherrima, St. holosericca, Festuca sulcata* (alors que dans les Alpes, le Stipetum n'est présent que dans les étages collinéen et montagnard, et seulement localement) ;

- de la formation à coussinets épineux, d'origine irano-touranienne, qui s'élève parfois jusqu'à 3000 mètres, et dont les composants principaux sont *Astragalus urantolymneus* et *Astragalus aureus ;*

Source : MNHN

• d'arbustes prostrés, dont le plus étonnant à ce niveau est *Quercus macranthera ;*

• de pelouses à Labiées rappelant les tomillares méditerranéens, avec ici *Stachys inflata, Thymus kotschyanus, Satureja macrantha* (dans le Petit Caucase).

Cette végétation xérophile d'altitude prend plus d'importance encore dans la partie orientale du Petit Caucase.

L'ÉTAGE SUBNIVAL

Il correspond à la frange supérieure de l'étage alpin à partir de l'altitude à laquelle les groupements végétaux "fermés" (prairies et pelouses) se dissocient pour laisser la place à des touffes isolées. Il prend fin lorsque ces touffes elles-mêmes disparaissent et qu'il ne persiste plus que de rares individus.

On peut estimer que cet étage se situe au Caucase occidental et central approximativement entre 2900 et 3500 mètres, et au Caucase oriental 200 à 300 mètres plus haut. Ici, comme dans d'autres hautes chaînes, ces limites correspondent à la répartition des végétaux et sont sans relation obligatoire avec la limite inférieure des neiges permanentes ou des glaciers.

Les conditions écologiques sont extrêmes : les températures moyennes annuelles sont de l'ordre de - 5° à - 8 °C, les amplitudes saisonnières et diurnes sont élevées. Les sols instables dominent, la matière organique est réduite. À la station météorologique de Kazbegi située à 3656 mètres, la température moyenne annuelle est - 6 °C, celle de janvier - 15 °C, les précipitations annuelles moyennes 1075 mm.

Les plantes de cet étage présentent des adaptations morphologiques et physiologiques remarquables à ces conditions extrêmes (NAKUTSRICHVILI & GAMTSEMLIDZE, 1984 ; NAKUTSRICHVILI *et al.,* 1990) ; en particulier, la saison végétative se réduit à quelques semaines et les boutons floraux sont parfois formés dès l'année précédente.

La flore de l'étage subnival caucasien peut, à défaut d'une *check list* être évaluée entre 100 et 200 espèces. Les endémiques dominent largement : d'après KHARADZE, 1965, le Grand Caucase hébergerait dans cet étage 110 espèces, dont 65 endémiques, 30 espèces caucasiennes-ouest asiatiques, quelques espèces communes avec les hautes chaînes eurasiatiques et 7 arcticoalpines seulement.

Parmi les endémiques du Caucase s. *str.*, *Pseudovesicaria digitata, Lamium tomentosum, Veronica minuta, Scrophularia minima, Anthemis iberica, Senecio karjagini, Senecio sosnovskyi, Tripleurospermum subnivale, Cerastium polymorphum.* Chaque partie de la chaîne a aussi, naturellement, ses endémiques : ainsi au Caucase central, *Cerastium undulatifolium, Minuartia colchica, Saxifraga scleropoda* dans la partie occidentale, *Cerastium kasbek, Minuartia ruprechtiana, Chaerophyllum humile* dans la partie orientale, et au Daghestan (Caucase oriental) *Ranunculus arachnoides, R. brachylobus, Trifolium raddaenum, Veronica bogosensis, Saxifraga ruprechtiana.*

Le contingent des endémiques Caucase-Asie mineure comprend lui-même : *Coluteocarpos vesicaria, Alopecurus dosyanthus, Ranunculus brachylobus, Phtyne hueti, Saxifraga cartilaginea, S. mollis, Alchemilla sericea, Trifolium polyphyllum, Lamium tomentosum, Jurinella subacaulis.*

Parmi les espèces communes avec les hautes montagnes eurasiatiques, *Oxyria digyna, Saxifraga exarata, S. moschata, Potentilla gelida, Erigeron uniflorus.* Le contingent arctico-alpin est le plus pauvre : *Trisetum spicatum, Saxifrage flagellaris, Gnaphalium supinum.*

L'endémisme générique est remarquable. Le contingent caucasien strict comprend quatre genres monospécifiques : *Pseudovesicaria* (Brassicacées), *Sympholoma* (Ombellifères), *Pseudobetckea* (Valérianacées) et *Trigonocaryum* (Borraginacées) Les endémiques subnivales Caucase-Asie mineure comptent également un genre monospécifique, *Vavilovia,* et trois genres oligospécifiques, *Coluteocarpus, Didymophysa* et *Eunomia.*

L'étage subnival des Alpes comporte un effectif planérogamique comparable (autour de 150 espèces, OZENDA 1985), mais les arctico-alpines interviennent pour un quart, et les endémiques pour 20 % seulement. En revanche, l'étage subnival des deux chaînes possède en commun une forte proportion de Thallophytes, et de Lichens notamment.

Les phanérogames qui ont été observées le plus haut sont *Cerastium kasbek* à 3900 mètres au Caucase centre-oriental, et *Draba arctica* à 4000 mètres au Petit Caucase. Dans le massif de l'Elbrouz, 25 espèces dépassent 3500 mètres (dans les Alpes centrales, une cinquantaine d'espèces aussi dépassent 3500 mètres, et la plus haute observation est celle de *Ranunculus glacialis* à 4270 mètres).

Le peuplement végétal de l'étage subnival n'est pas assez dense pour constituer de véritables associations comme dans l'étage alpin ; toutefois des "microgroupements" ou "nanocénoses" de quelques espèces ont été décrits. Parmi eux : *Alopecurus dasyanthus + Senecio karjagini, Delphinium caucasicum + Saxifraga exarata, Jurinella subacaulis + Symphyoloma graveolens, Tripleurospermum subnivale + Saxifraga sibirica + Alopecurus glacialis, Saxifraga exarata + Veronica minuta + Saxifraga mollis, Potentilla gelida + Tripleurospermum subnivale + Saxifraga mollis, Potentilla gelida + Tripleurospermum subnivale + Saxifraga sibirica + Alchemilla sericata, Lamium tomentosum + Cerastium polymorphum + Colpodium versicolor + Nepeta supina.*

Leur existence dépend étroitement de la configuration du relief et des caractères physiques du substrat, comme sa mobilité (NAKHUTSRICHVILI, 1997).

Source : MNHN

BIBLIOGRAPHIE

DOLUCHANOV, A.G., 1978.– The timberline and the subalpine belt in the Caucasus mountains. *Arct. Alp. Res.*, 10 : 402-422.

ELLENBERG, H., 1986.– *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen.* Ulmer, Stuttgart, 989 p.

GAGNIDZE, R.I., 1974.– *Botanical and geographical analysis of the floral cenotic complex of subalpine tall herbaceous vegetation of the Caucasus.* Acad. Sc. Géorgie, Tbilissi : 226 p. (en russe).

GROSSHEIM, A.A., 1948.– *La couverture végétale du Caucase.* Moscou : 265 p. (en russe).

JEROSCH, M., 1903.– *Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora.* Engelmann, Leipzig : 253 p.

KHARADZE, A.L., 1965.– L'étage subnival dans le Grand Caucase. *Nolulae Syst. ac. geograph., Inst. Bot.* Tbilisi, 25 : 103-114 (en russe).

NAKHOUTSRICHVILI, G., 1997.– The vegetation of Georgia. *Braunblanquetia* (sous presse).

NAKHOUTSRICHVILI, G. & GAMTSEMLIDZE, 1984.– *La vie des plantes dans les conditions extrêmes de la haute montagne : l'exemple du Caucase central.* Acad. Se. URSS : 125 p. (en russe).

NAKHOUTSRICHVILI, G., GAMTSEMLIDZE, T. & GAMTSEMLIDZE, Z., 1990.– Zur Frage der Uberlebenstrategie von Pflanzen in der subnivalen Stufe des Kaukasus. *Giorn. Bot. Ital.*, 124 : 781-791.

OZENDA, P., 1983.– *The vegetation of the Alps.* Conseil de l'Europe, Strasbourg, Nature and Environment series 29 : 102 p.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen.* Masson, Paris : 344 p.

OZENDA, P., 1995.– L'endémisme supraspécifique au niveau dû système alpin. *Acta Bot. Gall.,* 142.

PAWLOWSKI, B., 1970.– Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. *Vegetatio,* 21 : 181-242.

RABOTNOV, E., 1987.– *Okologische Untersuchungen der Hochgebirgswiesen von Kasbegi.* Metsniereba, Tblilisi : 133 p.

WALTER, H., 1974.– *Die Vegetation Osteuropas, Nord und Zentralasiens.* G. Fischer, Stuttgart : 452 p.

WILMANNS, O., *1993.– Okologische Pflanzansoziologie.* UTB, Heidelberg : 480 p.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 145-148

LA CARTOGRAPHIE PHYTOÉCOLOGIQUE DU PAYSAGE*

Edoardo BIONDI[1] & Rolando CALANDRA[2]

[1]*Dipartimento di Biotecnologie Agrarie ed Ambientali, Università di Ancona, Italie.*
(biondi@popcsi.unian.it)
[2]*Istituto di Pedologia, Università di Perugia, Italie.*

SUMMARY
(original scientific paper)

THE LANDSCAPE PHYTOECOLOGICAL MAPPING
An integrated analysis of landscape for evaluating the geomorphological, pedological, vegetational and productive aspects was proposed along with the relative phytoecological mapping

KEY WORDS: Landscape - Geosynphytosociology - Pedology - Phytoecological mapping.

RÉSUMÉ
(travail original)

Les auteurs proposent l'analyse intégrée du paysage dans ses aspects géomorphologiques, pédologiques, végétationnels et de productivité, avec représentation en cartes phytoécologiques.

MOTS CLÉS : Paysage - Géosynphytosociologie - Pédologie - Cartographie phytoécologique.

L'étude du paysage végétal en phytosociologie commence par l'identification des associations des plantes et par la mise en évidence des facteurs écologiques qui les déterminent et les soutiennent.

Le deuxième niveau d'étude concerne la détermination des relations de type dynamique ou simplement de contact, qui s'établissent entre les associations : c'est le niveau des analyses synphytosociologiques et géosynphytosociologiques (GÉHU et RIVAS-MARTINEZ, 1981 ; RIVAS-MARTINEZ, 1987 ; GÉHU, 1988 ; THEURILLAT, 1992 ; BIONDI, 1994). Elles déterminent la composition des aggrégations entre les syntaxa étudiées par les méthodes adaptées sur la base de celle phytosociologique du premier niveau.

On passe ensuite à l'individualisation des rapports entre les phytocénoses constituant le paysage végétal : elles sont de type sérial ou caténal, selon qu'elles se réalisent à l'intérieur de la même succession dynamique, évolutive ou régressive (série de végétation ou sigmetum), ou entre les séries présentes dans le même territoire.

À notre avis, cette analyse ne doit plus être représentative d'un seul élément du paysage, le végétal, mais, par une approche transdisciplinaire, elle doit conduire à la réalisation des modèles où la végétation intègre plusieurs aspects du système ambiant. Ces modèles de prédiction sont très valides et donc essentiels pour la connaissance du paysage.

La série de végétation ou sigmetum est donnée par toutes les associations liées entre elles par des rapports dynamiques qu'on trouve dans une tessella, c'est-à-dire dans une partie de territoire homogène du point de vue écologique, portant un seul type de végétation potentielle. D'un point de vue pratique, la tessella se délimite tout d'abord par des caractéristiques géomorphologiques du territoire : la nature des roches, l'exposition, l'inclinaison, l'altitude etc. Ce sont donc les facteurs géographiques et physiographiques qui déterminent la variabilité des tessellas. Dans celles-ci se développe la végétation que l'on attribue aux différentes associations liées à l'association climacique au sens dynamique évolutif ou régressif.

* Manuscrit reçu le 12 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 24 mars 1998.

Source : MNHN

LA CARTOGRAPHIE PHYTOÉCOLOGIQUE DU PAYSAGE

Les cartographies récentes tendent à mettre en évidence la constance des rapports entre les séries de végétation et les caractéristiques géomorphologiques.

Dans certaines de ces cartes, relatives à différents secteurs des Apennins comme la zone de Cagli dans les Marches (BIONDI *et al.*, 1990) ou du bassin de Gubbio en Ombrie, (BIONDI *et al.*, 1990; ALLEGRUCCI *et al.*, 1994), la représentation a été réalisée pour faciliter l'interprétation du paysage végétal, en renforçant son intégration avec des aspects dus à la géomorphologie. Cette interprétation a été particulièrement facilitée par l'introduction des cartes thématiques à grande échelle, révélant les caractères physiques du territoire, et par la présentation des diagrammes en montrant les rapports dynamiques qui existent entre les phytocénoses à l'intérieur de la même série de végétation (FIG. 1).

Dans le cadre d'une recherche qui a été menée à Campo Imperatore, Gran Sasso d'Italia, (BIONDI *et al.*, 1992), et pour laquelle sont intervenus phytosociologues, pédologues et phytoécologues végétaux, ont été individualisés non seulement les associations présentes, mais aussi les sigmeta et les geosigmeta. Pour ces derniers sont présentées les corrélations avec la chaîne des sols et les différentes classes de phytomasse aérienne et hypogée. Des modèles dynamiques intégrés sont ainsi définis, qui représentent une façon complexe et multidimensionnelle d'étudier le paysage végétal, par des éléments qui interagissent intimement entre eux. En particulier, nous avons mis en évidence les paysages des étages bioclimatiques alpin, subalpin (FIG. 2) et montagnard en autre des aspects extrazonaux, liés aux formations géomorphologiques que l'on peut retrouver soit sur les plateaux, soit sur les replats ou enfin au niveau des microdolines.

La représentation cartographique a été publiée sous le nom de "Carte Phytoécologique du Paysage" (BIONDI *et al.*, 1995). À partir de cette carte on peut extraire des cartographies thématiques, par exemple la "Carte de la Biomasse végétale des pâturages" (GRATANI *et al.*, 1994), dans laquelle on retrouve les classes de biomasse de différentes associations végétales. De même il est possible de produire la carte pédologique de la zone. Étant donnée que la végétation est représentative du système du paysage, on peut aisément déceler et délimiter spatialement les unités dans la cartographie par simple utilisation des photographies aériennes. Au contraire, les deux autres aspects de notre exemple sont des éléments cryptotypiques du paysage qu'on peut étudier seulement par le prélèvement d'échantillons à analyser en laboratoire. Les données obtenues n'ont évidemment qu'une valeur locale qui peut être élargie par intégration avec les autres éléments du paysage, afin de pouvoir les rapporter à des surfaces. De cette façon, par exemple en pédologie, on peut suivre les variations géomorphologiques intimement liées aux variations des sols.

Sur la base de cette expérience, d'autres cartes phytoécologiques du paysage peuvent être réalisées, afin d'obtenir par corrélations, la caractérisation des zones à potentialité optimale pour la production de certaines cultures agricoles.

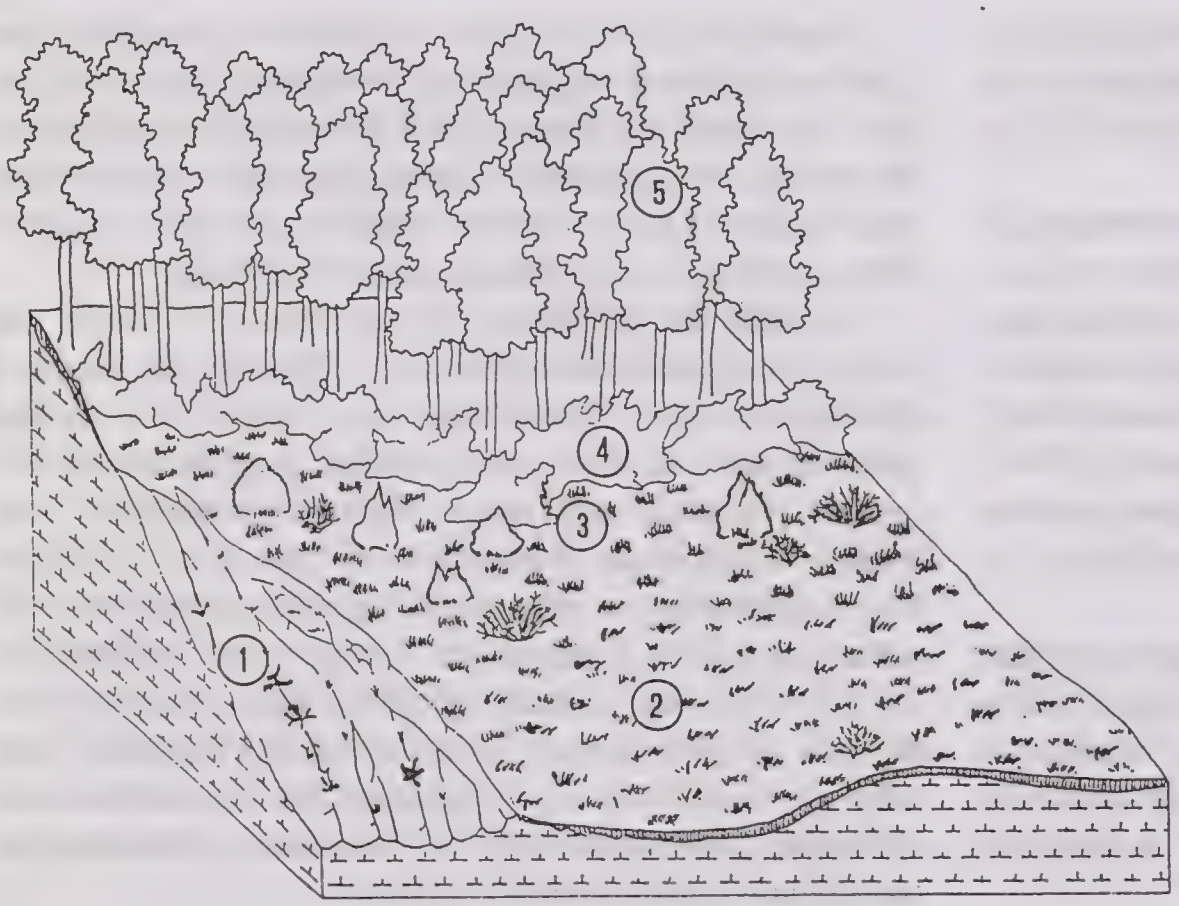


FIG. 1.– Sygmetum des collines ombriennes avec un substrat marneux-arénacé (*Aceri obtusati-Querceto cerridis*) :

1) *Coronillo minimae-Astragaletum monspessulani*
2) *Centaureo bracteatae-Brometum erecti*
3) *Centaureo bracteatae-Brometum erecti* variante à *Juniperus communis*
4) *Junipero communis-Pyracanthetum coccineae*
5) *Aceri obtusati-Quercetum cerridis.*

*Sygmetum of the Umbrian hills with a marly-arenaceus substratum (*Aceri obtusati-Querceto cerridis*) :*

1) Coronillo minimae-Astragaletum monspessulani
2) Centaureo bracteatae-Brometum erecti
3) Centaureo bracteatae-Brometum erecti *variant with Juniperus communis*
4) Junipero communis-Pyracanthetum coccineae
5) Aceri obtusati-Quercetum cerridis.

Source : MNHN

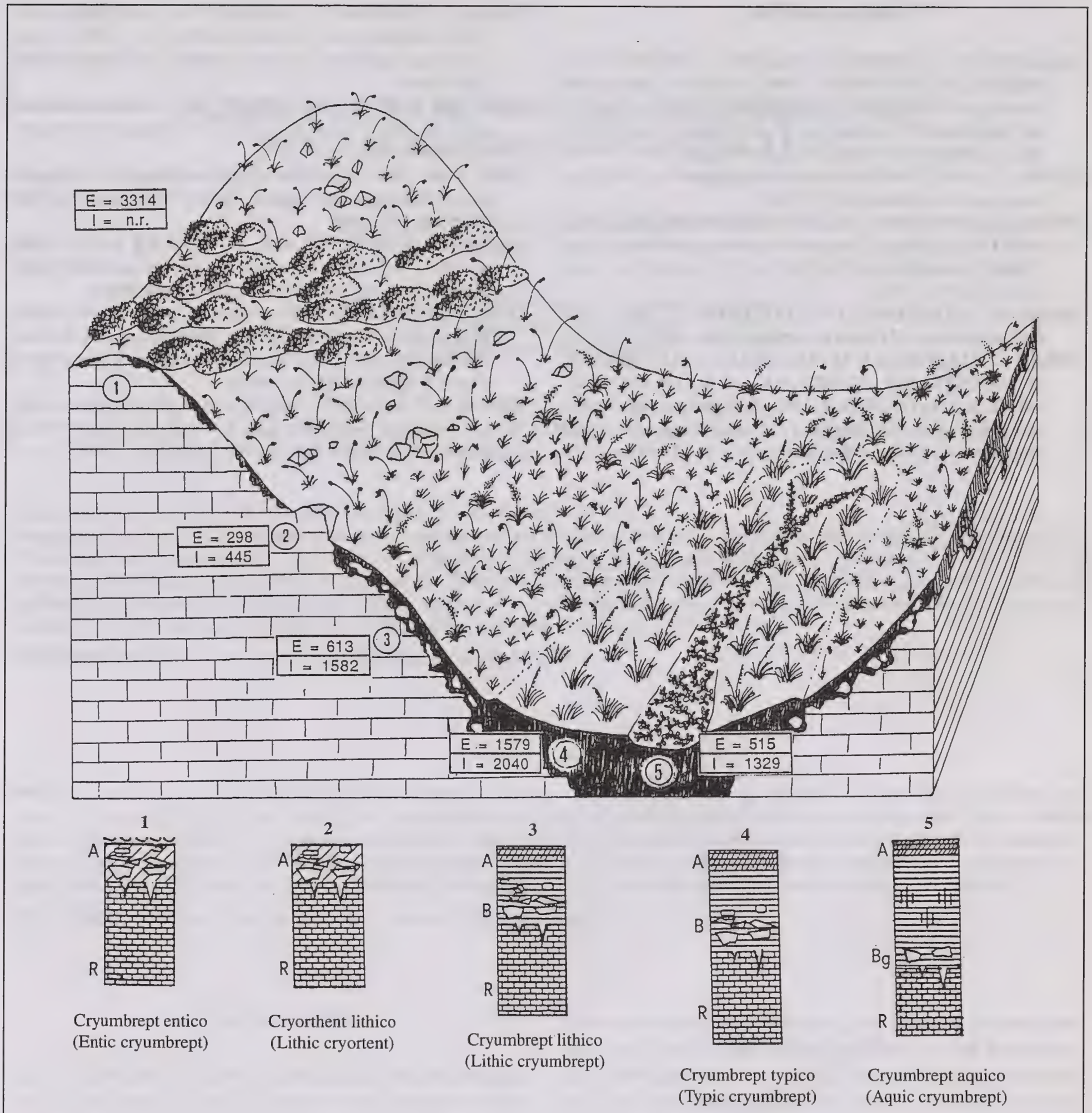


FIG. 2.– Geosygmetum de l'étage subalpin dans le Gran Sasso d'Italia (BIONDI *et al.*, 1995) :

1) *Daphno oleoidis-Juniperetum alpinae* subass. *arctostaphyletosum uvae-ursi*
2) *Seslerietum apenninae*
3) *Luzulo italicae-Festucetum microphyllae* subass. *caricetosum kitaibelianae*
4) *Luzulo italicae-Festucetum microphyllae*
5) *Taraxaco apennini-Trifolietum thalii.*

Ils sont indiqué les valeurs de biomasse aerienne (E) et hypogée (I) pour chaque association.

Geosygmetum of the subalpine belt on the Gran Sasso d'Italia (BIONDI et al., *1995) :*

1) Daphno oleoidis-Juniperetum alpinae *subass.* arctostaphyletosum uvae-ursi
2) Seslerietum apenninae
3) Luzulo italicae-Festucetum microphyllae *subass.* caricetosum kitaibelianae
4) Luzulo italicae-Festucetum microphyllae
5) Taraxaco apennini-Trifolietum thalii.

For each association the aerial (E) and hypogean (I) values are indicated.

Source : MNHN

BIBLIOGRAPHIE

ALLEGRUCCI, F., BIONDI, E., FULTON, R., HOUSLEY, R., HUNT, C. & STODDART, S., 1994.– Vegetation, landuse and climate.– In : MALONE, C. & STODDART, S. (édit.), *Territory, time and state. The archaeological development of the Gubbio Basin.* Cambridge University Press, Cambridge : 34-58.

BIONDI, E., 1994.– The Phytosociolocical approach to landscape study. *Ann. Bot. (Roma),* 52 : 135-141.

BIONDI, E., TAFFETANI, F., ALLEGREZZA, M., BALLELLI, S. & GIUSTINI, A., 1990.– Carta della vegetazione del Foglio Cagli (Carta d'Italia alla scala l :50.000, F° n.290). *Atti Ist. Bot. e Lab. Critt. Pavia, 9:* 51-74.

BIONDI, E., ALLEGREZZA, M. & TAFFETANI, F., 1990.– Carta della vegetazione del Bacino di Gubbio. *Webbia,* 44 (2) : 197-216.

BIONDI, E., ALLEGREZZA, M., BALLELLI, S., CALANDRA, R., CRESCENTE, M.F., FRATTAROLI, A.R., GRATANI, L., ROSSI, A. & TAFFETANI, F., 1992.– Indagini per una cartografia fitoecologica dell'altopiano di Campo Imperatore (Gran Sasso d'Italia). *Boll. Ass. Ital. Cartografia,* 86 : 85-99.

BIONDI, E., TAFFETANI, F., BALLELLI, S., ALLEGREZZA, M., FRATTAROLI, A.R. & CALANDRA, R., 1995.– *Carta Fitoecologica di Campo Imperatore (Gran Sasso d'Italia).* S. EL. CA, Firenze.

GÉHU, J.-M. & RIVAS-MARTINEZ, S., 1981.– Notions fondamentales de phytosociologie. *Ber. Int. Symp. Vereinigung Vegetations* : 5-33.

GÉHU, J.-M., 1988.– L'analyse symphytosociologique et géosymphytosociologique de l'espace. Théorie et métodologie. *Coll. Phytosoc.*, 17 : 11-46.

GRATANI, L., CRESCENTE, M.F., FRATTAROLI, A.R. & ROSSI, A., 1994.– *Carta della Biomassa vegetale dei pascoli di Campo Imperatore (Gran Sasso d'Italia).* Tip. Borgia, Roma.

RIVAS-MARTINEZ, S., 1987.– Nociones sobre Fitosociología, Biogeografía y Bioclimatología. In : Peinado Lorca, M. & Rivas-Martinez, S. (édit.), *La vegetacion de España.* Universidad de Alcalá de Henares, Madrid : 19-45.

THEURILLAT, J.-P., 1992.– *Étude et cartographie du paysage végétal (symphytocoenologie) dans la Région d'Aletsch (Valais, Suisse).* Beitr. Geobot. Landesaufn. Schw., 68 : 1-384.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 149-154

FLORE, ÉTAGES DE VÉGÉTATION ET DOMAINES BIOGÉOGRAPHIQUES EN HIMALAYA *

Jean-François DOBREMEZ & Françoise VIGNY

Université de Savoie, Dynamique des Écosystèmes d'Altitude
F-73376 Le Bourget-du-Lac Cedex.
(Vigny.Françoise@ujf-grenoble.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

FLORA, VEGETATION LEVELS AND BIOGEOGRAPHICAL DOMAINS IN THE HIMALAYAS.
From Eastern Afghanistan to Northern Myanmar (former Burma), the himalayan flora consists of about 15 000 species of higher plants. Each of them has been characterised by - its distribution through the 15 himalayan biogeographical domaines, - its occurence in the 11 levels of vegetation and - being part of one of the 16 phytochoria (floristic regions or province) which make up the himalayan flora. All these data are included in a computerized database. The concepts of level of vegetation and of floristic region are discussed and illustrated using the database. Floristic evidences support the reality of these concepts in the Himalayas.

KEY WORDS: Himalayas - Level of vegetation - Floristic region - Flora.

RÉSUMÉ
(travail original)

De l'Afghanistan oriental au nord du Myanmar (anciennement Birmanie), la flore himalayenne compte près de 15000 espèces de plantes supérieures. Chaque espèce a été caractérisée par - sa distribution dans les 15 domaines biogéographique que compte le massif - sa répartition dans les 11 étages de végétation et -son appartenance à l'un des 16 éléments floristiques qui composent l'ensemble de la flore. Ces renseignements sont rassemblés dans une base de données informatisée. La validité des concepts d'étage de végétation et de domaine biogéographique est discutée et illustrée à partir des données floristiques. Ces concepts ont bien une réalité et un fondement floristique en Himalaya.

MOTS CLÉS : Himalaya - Étage de végétation - Domaine floristique - Flore.

INTRODUCTION

Les concepts d'étage et de domaine biogéographique ont été très largement utilisés pour décrire et cartographier la répartition de la végétation. Ces concepts ont été particulièrement discutés et précisés par OZENDA (1982). La notion même d'étage se fonde sur une particularité physique liée à l'altitude, le gradient thermique altitudinal. La diminution régulière de la température avec l'altitude entraîne des modifications des espèces vivantes et des biocénoses. À l'étagement des températures correspond un étagement de la végétation. Chaque étage est donc caractérisé par des phytocénoses particulières.

Des modifications physiques similaires, particulièrement climatiques (températures, pluviosité, aridité…) sont liées aux situations géographiques. Elles entraînent aussi des modifications des espèces vivantes et des biocénoses. Ces modifications sont à l'origine de la biogéographie et de ses différents taxons (empire, région, province, domaine biogéographique…). Chaque taxon est caractérisé par des phytocénoses particulières.

Si la caractérisation des étages de végétation et des domaines biogéographiques par leur végétation, analysée en termes de phytogéographie ou de phytosociologie, est chose commune, en revanche il existe très peu de travaux qui les caractérisent en termes de composition floristique, surtout sur de vastes espaces.

Nous nous proposons donc de répondre à la question suivante : la flore peut-elle servir à distinguer et à caractériser étages de végétation et domaines biogéographiques ?

* Manuscrit reçu le 7 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 16 mai 1997.

Source : MNHN

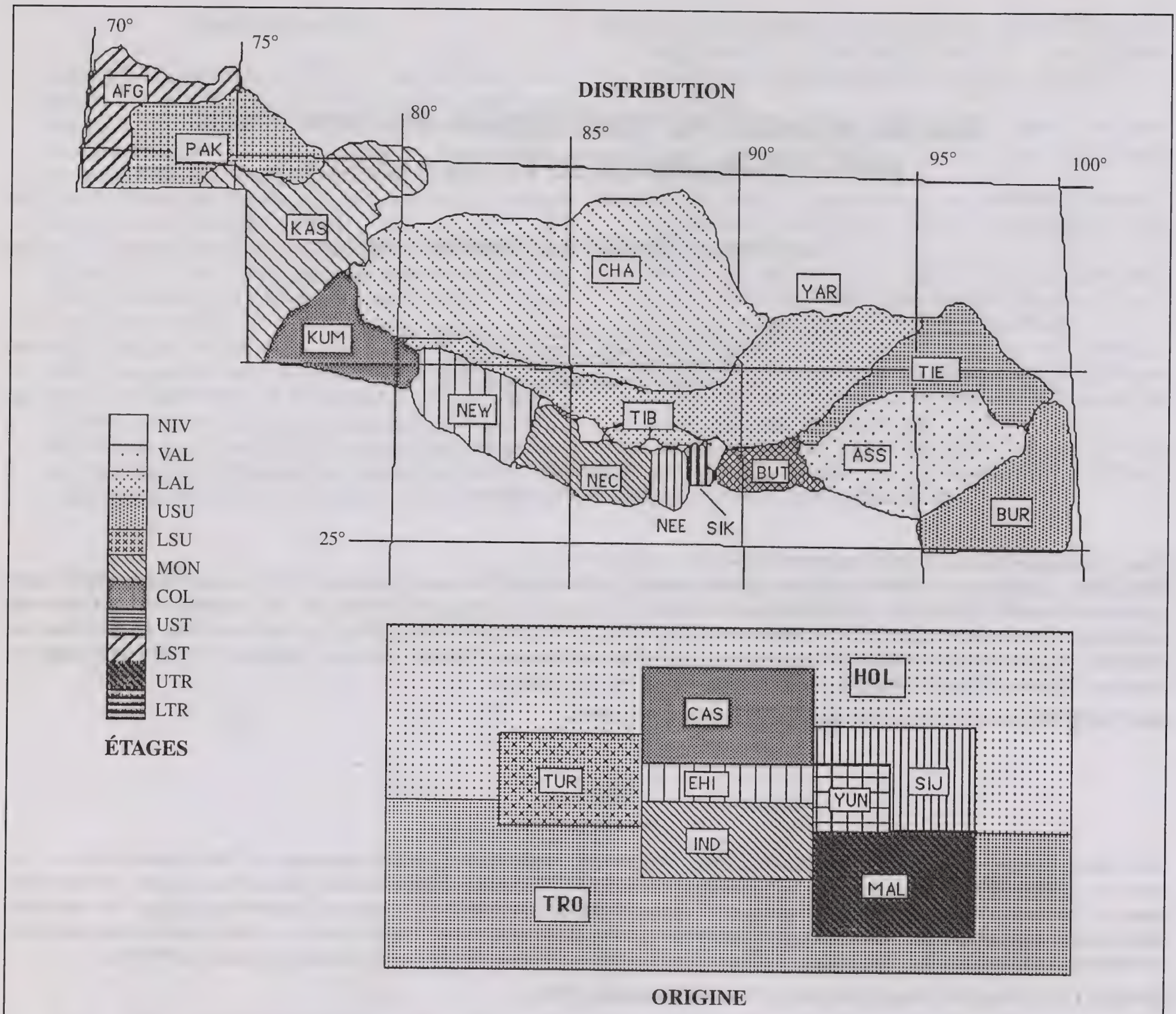


FIG. 1.– Charte de traitement des données floristiques :
DISTRIBUTION = répartition dans les domaines floristiques qui ne correspondent pas à des frontières politiques (AFG = domaine afghan oriental, PAK = nord pakistanais, KAS = nord cachemire, KUM = nord-ouest indien, NEW = ouest népalais, NEC = centre népalais, NEE = est népalais, TIB = sud tibétain, SIK = sikkimais, BUT = bhutanais, ASS = nord-est indien, BUR = nord birman, TIE = est tibétain, YAR = centre tibétain, CHA = nord tibétain).

ÉTAGES = répartition altitudinale dans les étages de végétation (LTR = tropical inférieur, UTR = tropical supérieur, LST = subtropical inférieur, UST = subtropical supérieur, COL = collinéen, MON = montagnard, LSU = subalpin inférieur, USU = subalpin supérieur, LAL = alpin inférieur, UAL = alpin supérieur, NIV = nival).

ORIGINE = éléments floristiques principaux (HOL = holarctique, TUR = iranotouranien, CAS = centre asiatique, EHI = endémique himalayen, YUN = sud-ouest chinois, SIJ = sino-japonais, TRO = tropical, IND = indien, MAL = sud-est asiatique malaysien).

Processing chart of floristical data:
DISTRIBUTION = Distribution in the different himalayan domaines (AFG = North-Eastern Afghanistan, PAK = Northern Pakistan, KAS = Kashmir, KUM = Northern Himachal Pradesh (Kumaon), NEW = Western Nepal, NEC = Central Nepal, NEE = Eastern Nepal, TIB = Southern Tibet, SIK = Sikkim, BUT = Bhutan, ASS = Assam and Arunachal Pradesh, BUR = Northern Burma
TIE = Eastern Tibet, YAR = Yarlung-Tsangpo Valley, CHA = Chantang (high Tibetan plateau).

LEVEL: Altitudinal distribution in the different levels of vegetation (LTR = Lower tropical, UTR = Upper tropical, LST = Lower subtropical, UST = Upper subtropical, COL = Collinean, MON = Montane, LSU = Lower subalpine, USU = Upper subalpine, LAL = Lower alpine, UAL = Upper alpine, NIV = Subnival).

ORIGIN = Main floristic elements (HOL = Holarctic, TUR = Irano-Turanian, CAS = Central Asiatic, EHI = Himalayan endemic, YUN = Himalayan ans south eastern chinese, SIJ = Sino-Japanese, TRO = Tropical, IND = Indian, MAL = South eastern asiatic malaysian).

Source : MNHN

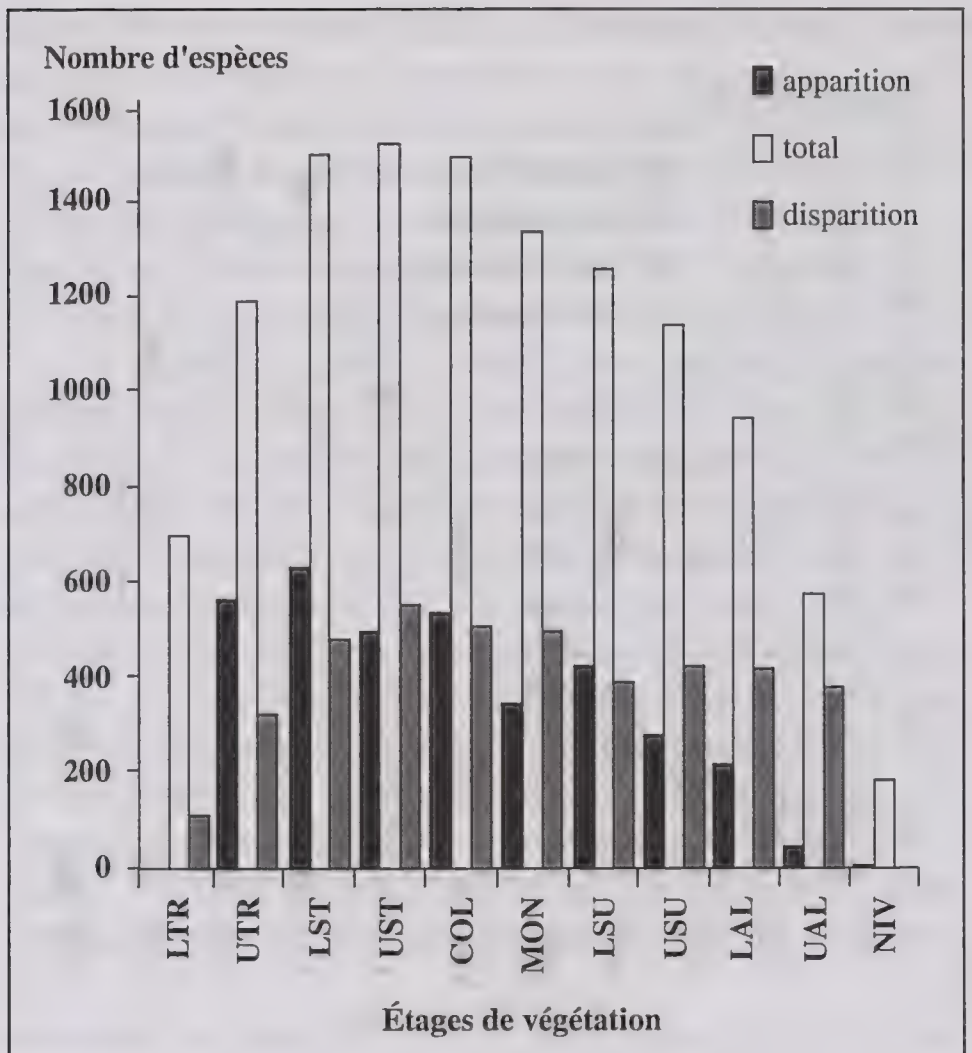


FIG. 2.– Flore et étages de végétation au domaine biogéographique centre népalais. Pour chaque étage, la colonne blanche indique le nombre total d'espèces dans l'étage, la colonne grisée foncée située à gauche le nombre d'espèces qui apparaissent dans l'étage par rapport à l'étage situé au dessous en altitude et la colonne grisée claire située à droite le nombre d'espèces qui disparaissent en passant dans l'étage situé au dessus.

Flora and levels of vegetation in Central Nepal. The white column refers to the total number of species occuring in the level. The column on the right refers to th species which appear, the column on the left to the species which disappear.

Notre hypothèse de départ étant que, dans 1'Himalaya, la flore est un bon descripteur de ces concepts.

Nous discuterons successivement du cas des étages à partir de ceux du domaine biogéographique centre Népal, puis du cas des domaines biogéographiques. En préalable, nous rappellerons les techniques utilisées pour analyser la flore himalayenne.

RÉSULTATS

ANALYSE ET TRAITEMENT DE LA FLORE HIMALAYENNE

Depuis près de 30 années nous travaillons sur la flore et la végétation de l'Himalaya. Sous ce nom nous incluons tous les reliefs et leurs piémonts immédiats entre 70° et 100° est, c'est-à-dire l'Afghanistan oriental, le Pakistan et l'Inde du nord, le Népal et le Bhutan, la province autonome du Tibet et le nord de l'État de Myanmar (ancienne Birmanie), soit au total environ 2 000 000 km^2.

Pour chaque espèce présente dans cette région du monde nous avons noté sa répartition dans 1'Himalaya, sa répartition altitudinale et son origine biogéographique. Nous avons utilisé comme sources de renseignements nos propres travaux de terrain et ceux de nos collaborateurs, la totalité de la bibliographie botanique et biogéographique concernant cette zone et les flores récentes qui couvrent la région irano-touranienne *(Flora Iranica),* le Tibet *(Flora Xizangica,* en chinois), le Népal (Enumeration of flowering plants of Nepal, the flora of Eastern Himalaya) et l'ensemble Sikkim-Bhutan (Flora of Bhutan). Si l'on excepte l'Inde du nord est (Assam) et le nord du Myanmar pour lesquels de nombreuses données manquent, la flore de 1'Himalaya est maintenant très bien connue.

La répartition géographique des espèces est notée par référence aux 15 domaines biogéographiques et la répartition altitudinale par référence aux 11 étages de végétation tels qu'ils ont été, les uns et les autres, définis par DOBREMEZ (1976). Les domaines biogéographiques, bien que nous leur ayons donné le plus souvent le nom d'une région, d'une province ou d'un pays, ont des limites qui ne correspondent pas à des frontières politiques. Chaque étage a une amplitude altitudinale approximative de 500 m. Chaque espèce a été caractérisée aussi par son appartenance à l'un des 16 éléments floristiques qui composent la totalité de la flore himalayenne. La définition de ces éléments est inspirée de l'article de MEUSEL & SCHUBERT (1971) et surtout de l'ouvrage de TAKHTAJAN (1978). La figure 1 illustre les éléments ci-dessus. La partie **ORIGINE** ne présente que les 9 éléments floristiques principaux sur les 16 recensés pour 1'Himalaya.

Les données concernant les quelque 15 000 espèces ainsi recensées et traitées sont contenues dans une base de données gérée par le logiciel TEXTO de CHEMDATA sous WINDOWS. Ce logiciel permet toute interrogation et tout croisement dans les 3 champs ci-dessus (DISTR = distribution, LEVEL = étages, ORIGN = éléments floristiques). On peut ainsi sélectionner tout ensemble de plantes appartenant à un ou plusieurs étages, à un ou plusieurs domaines, à un ou plusieurs éléments ou à toute combinaison des uns et des autres.

FLORE ET ÉTAGES DE VÉGÉTATION

Le domaine biogéographique centre népalais (NEC) abrite 4 240 espèces qui se répartissent dans les 11 étages de végétation. Si chaque étage a une flore spécifique, en passant d'un étage à 1'autre des espèces doivent disparaître et d'autres apparaître. Plus les pourcentages d'apparition et de disparition sont élevés plus la flore d'un étage est spécifique et plus la notion d'étage est justifiée floristiquement. La figure 2 illustre les changements floristiques liés à 1'étagement. La valeur moyenne d'apparition et de disparition est d'un tiers des espèces d'un étage.

Ces modifications floristiques sont liées d'une part à l'inégale répartition altitudinale des différents éléments flo-

Source : MNHN

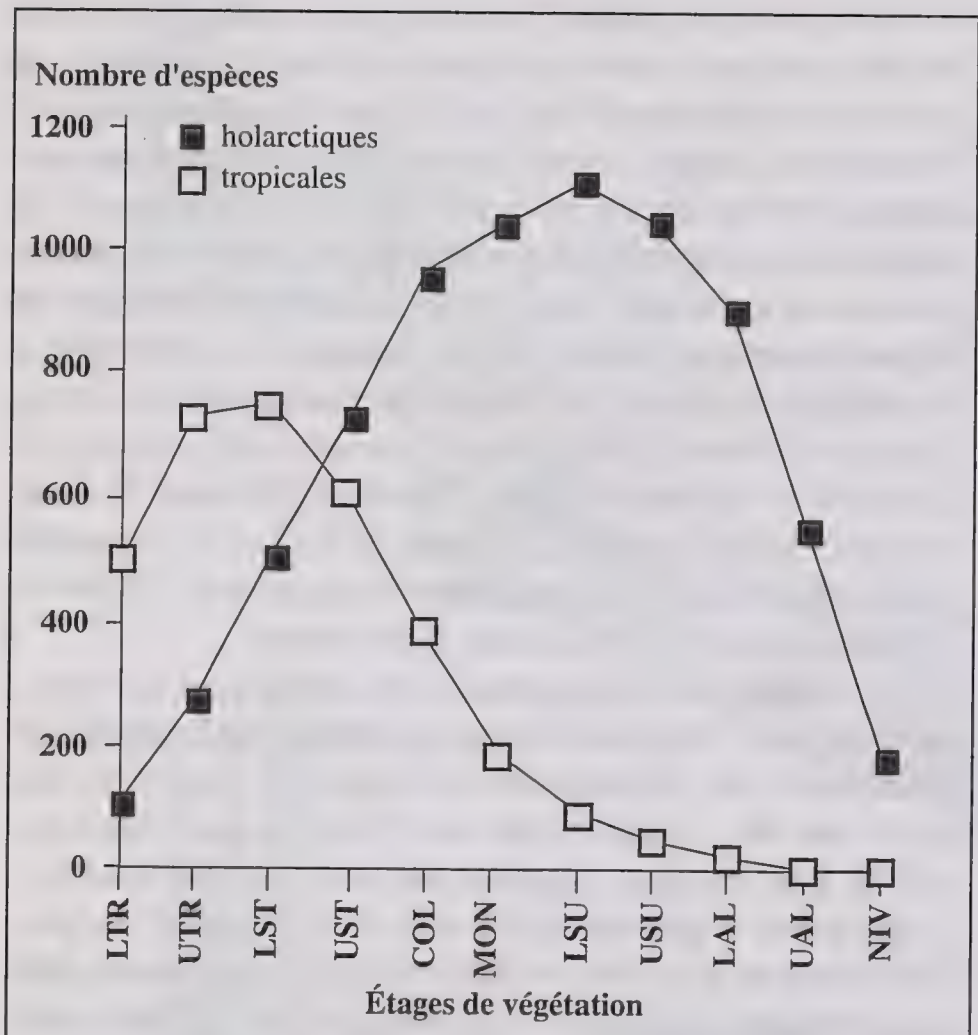


FIG. 3.– Répartition des espèces holarctiques et des espèces tropicales dans les étages de végétation du domaine biogéographique centre népalais.

Altitudinal distribution of holarctic and tropical species in Central Nepal.

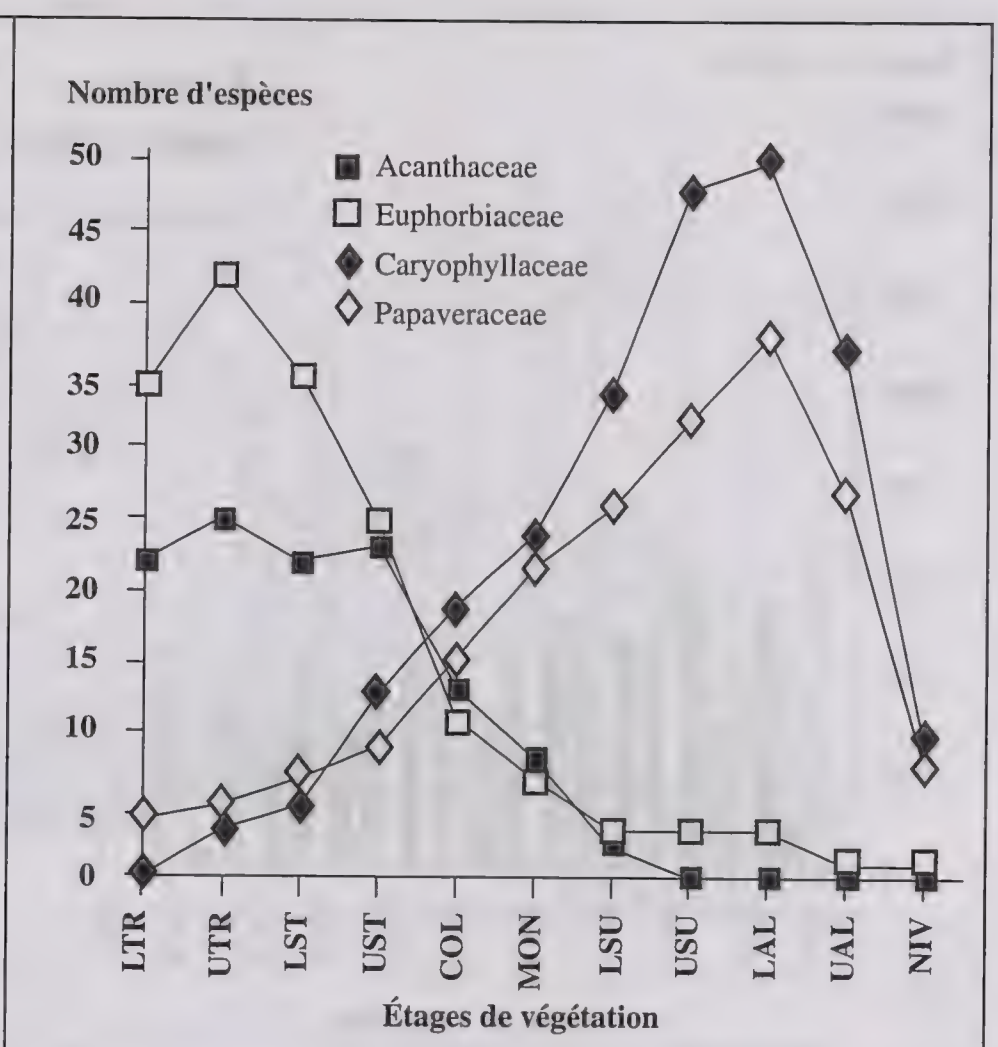


FIG. 4.– Répartition des espèces de quelques familles d'Angiospermes dans les étages de végétation du domaine biogéographique centre népalais.

Altitudinal distribution of some Angiosperms families in Central Nepal.

ristiques et d'autre part à l'inégale distribution altitudinale des éléments taxonomiques.

Si l'on compare éléments holarctiques et éléments tropicaux (FIG. 3) il est évident que les premiers se trouvent surtout à moyenne et haute altitude alors que les seconds sont cantonnés aux altitudes inférieures.

Si l'on considère des familles classiquement considérées comme tropicales et d'autres considérées comme tempérées, la distribution altitudinale de leurs espèces est très caractéristique (FIG. 4). Le plus grand nombre *d'Acanthaceae* et *d'Euphorbiaceae* se trouvent à l'étage tropical supérieur tandis que le plus grand nombre de *Caryophyllaceae* et de *Papaveraceae* se trouvent à l'étage alpin inférieur.

Dans chacun des 15 domaines biogéographiques les étages de végétation se distinguent de la même manière tant en raison des éléments floristiques qu'en raison des éléments taxonomiques.

Revenons à la figure 2. Peu d'espèces apparaissent dans l'étage alpin inférieur, encore moins dans l'alpin supérieur et presque aucune dans le nival. On pourrait considérer ces deux derniers comme des formes appauvries de l'étage alpin inférieur et on pourrait, à l'instar des montagnes tempérées, ne considérer qu'un grand et unique étage alpin supraforestier, même si du point de vue morphologique les trois étages sont bien différents. L'alpin inférieur est à dominante de chamæphytes, l'alpin supérieur à dominantes d'herbacées et le nival n'ont qu'une végétation discontinue.

Pour juger de la validité de ce point de vue nous avons regroupé les 11 étages en 5 ensembles (tropicaux, subtropicaux, tempérés, subalpins, alpins) d'une amplitude altitudinale d'environ 1 000 m. À ces ensembles nous avons appliqué le même traitement qu'aux étages en ce qui concerne la répartition des espèces (FIG. 5). Bien entendu les résultats sont, si l'on peut dire, meilleurs. Les taux d'apparition et de disparition en passant d'un ensemble à l'autre sont en moyenne supérieurs à 50 %. Il y a plus de différences floristiques entre ces ensembles qu'entre étages. Cela est évident car l'amplitude moyenne des ensembles est le double de celle des étages. Cela ne remet d'ailleurs pas en question la validité des étages tels qu'ils ont été définis depuis 20 ans en Himalaya.

FLORE ET DOMAINES BIOGÉOGRAPHIQUES

Pour évaluer la pertinence floristique du découpage de l'Himalaya en 15 domaines biogéographiques nous avons opéré de la même façon que pour les étages de végétation.

Source : MNHN

Une difficulté provient du fait que si les étages se succèdent de façon univoque, les domaines eux bien que répartis principalement d'ouest en est ne sont cependant pas régulièrement disposés. Nous les avons cependant schématiquement disposés en longitude de l'afghan oriental au nord birman, puis en sens inverse pour les domaines du Tibet. Ainsi chacun peut être comparé à ceux qui lui sont les plus proches.

La figure 6 montre l'apparition et la disparition des espèces lorsque l'on passe d'un domaine à l'autre. Les taux d'apparition et de disparition sont très variables (20 à 90 %) et rendent compte des plus ou moins grandes affinités floristiques des domaines. Ces différences floristiques entre domaines proviennent essentiellement de l'inégale répartition des éléments floristiques. D'ailleurs sur la figure 1, ces éléments sont représentés dans leurs situations géographiques respectives. Il n'est donc pas étonnant que les irano-touraniennes décroissent d'ouest en est alors que le nombre des sino-japonaises et des sud ouest chinoises augmente. Certains éléments taxonomiques accentuent cette différenciation. Au domaine afghan oriental poussent plus de 100 *Cousinia* alors qu'il n'y en a aucun dans l'Himalaya de l'est. À l'inverse, 150 *Rhododendron* se trouvent au Tibet oriental et ce chiffre décroît rapidement vers l'ouest (35 dans l'est népalais, 5 dans l'ouest népalais, 1 seul en Afghanistan).

Pour juger complètement de l'originalité floristique des domaines biogéographiques nous avons calculé les indices de similitude floristique pour chaque couple de domaine. Nous avons choisi l'indice de SØRENSEN qui indique en pourcentage le rapport entre le double des espèces communes à 2 unités et la somme des espèces de ces unités.

(2 x espèces communes à A et B/espèces de A + espèces de B)

La figure 7 donne toutes les valeurs de similitude et illustre bien les proximités floristiques entre domaines. Les 2 domaines les plus similaires sont le bhutanais et le sikkimais, les 2 les plus différents sont le nord birman et le nord tibétain.

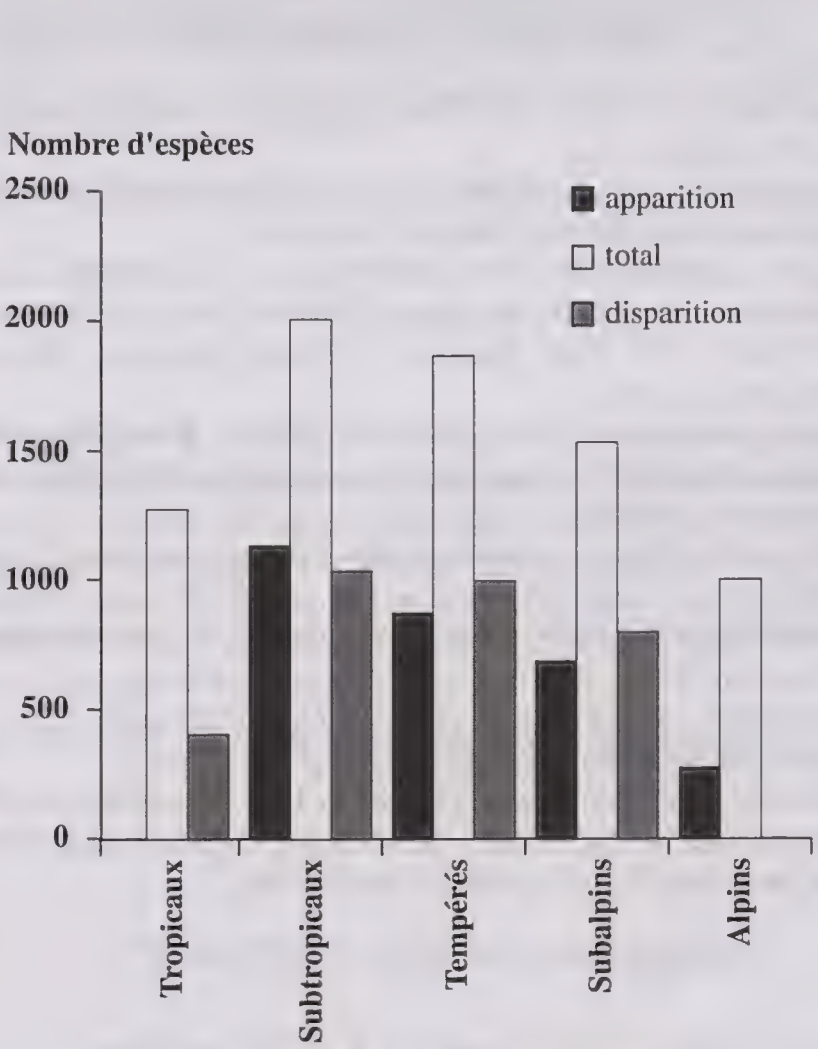


FIG. 5.– Même légende que la figure 2, mais les étages sont regroupés (tropicaux = LTR + UTR, subtropicaux = LST + UST, tempérés = COL + MON, subalpins = LSU + USU, alpins = LAL + UAL + NIV).

Same legend as figure 2. Climatic levels as follow (Tropical LTR+UTR, Subtropical LST+UST, Temperate COL+MON, Subalpine LSU+USU, Alpine LAL+UAL+NIV).

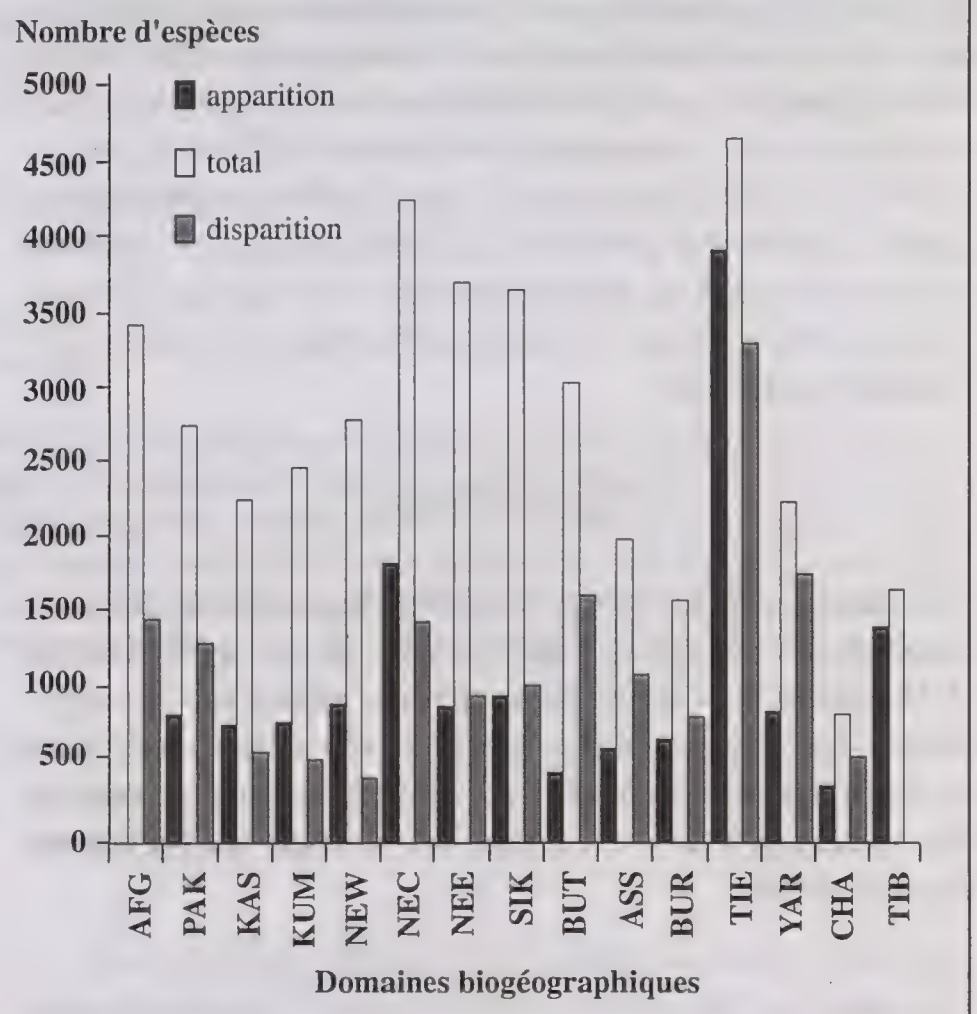


FIG. 6.– Flore et domaines biogéographiques himalayens. Les domaines sont classés d'ouest en est, sauf les 3 derniers. Pour chaque domaine, la colonne blanche indique le nombre total d'espèces dans le domaine, la colonne grisée foncée située à gauche le nombre d'espèces qui apparaissent dans le domaine par rapport au domaine situé à l'ouest et la colonne grisée claire située à droite le nombre d'espèces qui disparaissent en passant dans le domaine situé plus à l'est.

Flora and floristic domaines in the Himalayas. For the colums, same legend as in FIG. 2.

Source : MNHN

FIG. 7.– Indices de similitude floristique de SORENSEN entre domaines biogéographiques de l'Himalaya.
SORENSEN index between floristical domaines of the Himalayas.

	AFG	PAK	KAS	KUM	NEW	NEC	NEE	TIB	SIK	BUT	ASS	BUR	TIE	YAR	CHA
AFG	100	63,02	35,03	24,66	20,19	16,52	12,01	11,73	10,25	10,9	8,03	5,73	9,64	13,57	12,45
PAK		100	59,02	39,77	30,64	25,15	19,27	17,87	17,38	17,7	14,05	12	13,51	18,2	19,09
KAS			100	71,04	52,97	41,29	34,07	30,91	33,16	32,95	23,95	19,71	20,4	28,38	22,96
KUM				100	72,98	59,81	51,17	36,96	49,38	47,34	35,83	31,12	24,25	29,45	13,27
NEW					100	68,41	57,4	39,38	50,36	47,92	35,2	31,41	27	32,64	12,83
NEC						100	70,87	37,65	63,57	57,07	42,88	37,17	31,75	31,59	10,23
NEE							100	38,16	73,76	66,06	49,35	42,34	32,17	28,95	6,23
TIB								100	39,29	3959	28,58	22,77	30,51	46,5	19,46
SIK									100	78,25	56,48	41,8	35,06	31,17	7,4
BUT										100	55,74	40,94	33,9	30,99	6,99
ASS											100	50,16	29,26	20,98	3,93
BUR												100	23,59	16,4	3,74
TIE													100	40,32	11,48
YAR														100	31,08
CHA															100

Ces chiffres permettent de quantifier les différences floristiques entre domaines définis sur des bases essentiellement phytogéographiques. Ces chiffres ne remettent pas en cause le découpage, même s'il pourrait paraître tentant de regrouper quelques domaines. Par exemple les domaines nord cachemire et nord ouest indien ont plus de 70 % d'espèces communes et sont donc très semblables, mais la différence provient d'un fort contingent d'espèces centre asiatiques au nord cachemire alors que cet élément est totalement absent du nord ouest indien, ce qui les différencie nettement.

CONCLUSION

Les concepts d'étages et de biogéographie sur lesquels nous avons construit notre modèle de la végétation de l'Himalaya sont donc bien vérifiés, même par les arguments floristiques. Sans conteste, la réponse à notre question liminaire est bien positive et doit être comprise comme un hommage à la clairvoyance scientifique du Professeur Paul OZENDA.

BIBLIOGRAPHIE

ANONYME, 1982.– *Flora Xizangica (an enumeration of the vascular plants of Xizang-Tibet).* Science Press, Beijing, 463 p. (en chinois).

DOBREMEZ, J.-F., 1976.– *Le Népal, écologie et biogéographie.* Ed. CNRS, Paris, 363 p.

GRIERSON, A.J.C. & LONG, D.G., 1983 and cont.– *Flora of Bhutan.* Royal Botanic Garden, Edinburgh.

HARA, H., STEARN, W.T., WILLIAMS, L. H. J. & CHATER, A.O.– *Enumeration of flowering plants of Nepal.* Vol. I 1978, vol. II 1979, vol. III 1982. Trustees of British Museum (Natural History), London.

MEUSEL, H. & SCHUBERT, R., 1971.– Die Pflanzengeographischen Stellung und Gliederung des Westhimalajas. *Flora,* 6 : 573-606.

OZENDA, P., 1982.– *Les végétaux dans la biosphère.* Doin, Paris : 431 p.

RECHINGER, K.H., 1963 et suiv.– *Flora Iranica,* 162 vol. Naturhist. Museum, Graz.

TAKHTAJAN, A., 1978.– *Floristic regions of the world.* Soviet Sciences Press, Moscow, XXII + 522 p. (en russe).

The Flora of Eastern Himalaya. First report 1966, second report 1971, compiled by H. HARA ; third report 1974 compiled by H. HOHASHI. The University of Tokyo Press.

Source : MNHN

Ecologie, t. 29 (1-2) 1998 : 155-157

SUR LA BIODIVERSITÉ DES CARPATES DE LA ROUMANIE*

Nicole Doniță[(1)] & Doina Ivan[(2)]

[(1)]Institut de Recherches et d'Aménagement Forestier, Sos Stefănești 128 and,
[(2)]Université de Bucarest, Str. Dionisie Lupu 74, ap. 26, 70184 Bucarest - Roumanie.

SUMMARY
(original scientific paper)

About the biodiversity of the Romanian Carpathians

The Carpathian mountaineous chain increases with almost 100% the biodiversity in Romania. This chain stretches in the temperate climate zone, where it is manifested the combined influence of oceanic variants of this climate the continental and submediteranean one. This increase in biodiversity is accomplished by the diversification of the climate on altitudes, of the relief, rocks and soils. In the Carpathians, one can find about 1650 plant species, almost half of the Romanian flora, more than 200 vegetal associations. Compared to the highest biodiversity is met in the alpin and subalpin layers with 20 plant species and 3 vegetal associations, in average on 100 km². The boreal forest layer (of spruce forests) and the nemoral one (of broad-leaved forests) have a biodiversity 10 times smaller (approximately 2 plant species and 0,2 vegetal association in average on 100 km²).

KEY WORDS: Floristic diversity - Phytosociological diversity - Biodiversity - Carpathians - Romania.

RÉSUMÉ
(travail original)

S'élevant dans la zone du climat tempéré aux confins des variantes océanique, continentale et subméditerranéene, la chaîne des Carpates est à l'origine d'un accroissement d'environ de 100 % de la biodiversité de la Roumanie par la diversification du climat (en altitude), du relief, des roches et des sols. Le nombre d'espèces de plantes est d'environ 1650 cormophytes, presque la moitié de la flore de Roumanie ; au niveau des associations végétales elle est d'environ 200. Rapportée à la surface, la plus grande biodiversité spécifique et phytosociologique caractérise les étages alpin et subalpin avec une moyenne de 20 espèces de plantes et 3 associations végétales par 100 km². Les étages boréal (des forêts d'épicéa) et némoral (des forêts de feuillus mésophiles) ont une biodiversité dix fois moins riche (environ 2 espèces de plantes et 0,2 associations végétales en moyenne par 100 km²).

MOTS CLÉS : Diversité floristique - Diversité phytosociologique - Carpates - Roumanie.

CONDITIONS GÉOGRAPHIQUES

Le territoire de la Roumanie, par sa situation sur le continent, se trouve en pleine zone de climat tempéré, mais où la variante subocéanique est remplacée par celle du climat continental. Une séparation assez tranchante de ces variantes climatiques se produit le long de la chaîne des Carpates qui s'étend comme un arc du nord vers le sud-ouest du pays. Dans le sud et l'ouest se ressent aussi l'influence du climat subméditerranéen (Ivan *et al.*, 1993).

À cette triple influence s'ajoutent encore des modifications du climat provoquées par la présence de la chaîne carpatique qui occupe presque 30 % de la surface du pays dont l'amplitude altitudinale est de plus de 2000 m (les plus hautes cimes dépassant 2500 m).

Dans la région des montagnes, on peut séparer quatre étages climatiques plus froids et plus humides que le climat des plaines et des collines périphériques. Ce sont le climat alpin (au-dessus de 2000 - 2200 m), le climat subalpin (1750-1850 jusqu'à 2000 - 2200 m), le climat boréal (1300-1450 jusqu'à 1750 - 1850 m) et le climat némoral

* Manuscrit reçu le 23 octobre 1996; version révisée acceptée pour publication le 24 septembre 1997.

Source : MNHN

humide (300 jusqu'à 1300 -1450 m). L'extension de ces climats est marquée par la distribution des formations végétales caractéristiques (IVAN *et al.*, 1993).

Ces climats d'altitude se diversifient encore par les influences régionales des masses d'air océanique, continentale ou subméditerranéenne. Aussi, comme dans chaque chaîne de montagnes, les conditions de vie sont encore modifiées par le relief, les roches pédogénétiques et les sols.

MÉTHODE

Pour estimer la diversité floristique et phytosociologique des Carpates on a utilisé un indice simple :

D = N/S ou N = nombre des espèces ou des associations
S = surface en centaines de km^2

On a calculé un indice global pour tout le territoire des Carpates ainsi que des indices pour les étages de végétation de cette chaîne.

Pour estimer la diversité phytogéographique de la flore on a utilisé les classifications des espèces les plus récentes dans ce domaine (WALTER & STRAKA, 1970; BELDIE, 1977, 1979; CIOCÂRLAN, 1988, 1990).

LA DIVERSITÉ FLORISTIQUE

La biodiversité des Carpates est définie par une flore d'environ 1650 taxons de cormophytes (SAVULESCU, 1952, 1976; BELDIE, 1977, 1979; CIOCÂRLAN, 1988, 1990). On a délimité trois types de flore (*sensu* SCHMID, 1941) : une flore arcto-alpine (534 espèces), une flore boréale (220 espèces) et une flore némorale mésophile (737 espèces) (IVAN *et al.*, 1993). Aux basses altitudes on peut constater aussi une pénétration des espèces de la flore némorale xérothermique (environ 150 espèces).

La surface des Carpates roumaines est d'environ 57300 km^2, celle des étages alpin et subalpin de 2800 km^2, de l'étage boréal 13000 km^2 et de l'étage némoral 41500 km^2.

Rapportant le nombre des espèces à la surface on a pour toute la région un indice de diversité floristique de 2,86 espèces/100 km^2, pour les étages alpin et subalpin de 19,07 espèces/100 km^2, pour l'étage boréal de 1,69 et pour l'étage némoral de 1,77. On peut remarquer la très haute diversité des étages alpin et subalpin comparé à celle des autres étages et de l'ensemble des Carpates.

En ce que concerne la diversité phytogéographique des flores, les données sont les suivantes :

• la flore arcto-alpine contient 21 % d'espèces arcto-alpines, 34 % d'espèces des hautes montagnes européennes, 16 % d'espèces carpatiques-endémiques, mais seulement 8 % d'espèces eurasiatiques et 4 % d'espèces européennes ; parmi les espèces endémiques on peut citer : *Asperula carpatica* I. Morariu, *Astragalus roemeri* Simk., *Cardaminopsis neglecta* (Schult.) Hay., *Cerastium lerchenfeldianum* Schur, *Dianthus callizonus* Schott et Kotschy, *Draba dorneri* Heuff., *Erysimum wittmanni* Zaw., *Festuca carpatica* F. G. Dietr., *Gypsophylla petraea* (Baumg.) Rchb., *Hesperis nivea* Baumg., *Oxytropis carpatica* Uechtr., *Papaver corona-sancti-stephani* Zapal., *Saxifraga demissa* Schott et Kotschy, *Sausurea porcii* Degen, *Silene dinarica* Spreng., *Trisetum ciliare* (Kit.) Dom.

• la flore boréale contient 32 % d'espèces boréales, 24 % d'espèces européennes, 16 % d'espèces eurasiatiques, 16 % d'espèces endémiques, 10 % d'espèces des hautes montagnes européennes, 2 % d'espèces cosmopolites et adventives ; parmi les espèces endémiques on peut citer : 30 espèces de *Hieracium, Silene zawadzkii* Herb., *Thymus bihoriensis* Jalas.

• la flore némorale contient 36 % d'espèces européennes, 32 % d'espèces eurasiatiques, 9 % d'espèces méditerranéennes, 8 % d'espèces boréales, 7 % d'espèces des hautes montagnes européennes, 3 % d'espèces endémiques, 8 % d'autres éléments ; on peut citer parmi les espèces endémiques : *Aconitum moldavicum* Hacq., *Cardamine glanduligera* O. Schwarz, *Delphinium simonkaianum* Pawl., *Ranunculus carpaticus* Herb., *Silene nutans* L. ssp. *dubia* (Herb.) Zapal., *Symphytum cordatum* W. et K.

La présence de nombreuses espèces carpatiques-endémiques et carpato-balcaniques confère une note régionale distincte à la flore des Carpates mais la participation massive des espèces alpino-carpatiques et alpino-carpato-balcaniques atteste aussi l'étroite liaison avec les Alpes.

LA DIVERSITÉ PHYTOSOCIOLOGIQUE

On a délimité jusqu'à présent environ 200 associations végétales (COLDEA 1991). Plus de 100 se trouvent dans les étages alpin et subalpin, parmi lesquelles 30 associations de rochers et d'éboulis, 10 de couves de neige, 11 de prairies cryophiles, 12 de prairies thermophiles sur calcaire, 5 de broussailles, 4 de grandes herbes, 13 d'habitats humides... Les associations typiques sont : *Potentillo chrysocraspedae-Festucetum airoidis* BOȘCAIU 1971, *Rhododendro myrtifolii-Vaccinietium* BORZA 1959 em. BOȘCAIU 1971, *Rhododendro myrtifolii-Pinetum mugi* BORZA 1959 em COLDEA 1985, *Seslerieto haynaldianae-Caricetum sempervirentis* PUȘCARU *et al.*, 1956, *Seslerio-Festucetum versicoloris* BELDIE 1967, *Cerastio lerchenfeldianae-Papaveretum* BOȘCAIU *et al.*, 1977, *Silenetum dinaricae* SCHNEIDER-

Source : MNHN

BINDER & VOIK 1976, *Artemisio erianthae-Gypsophyletum petraeae* PUȘCARU *et al.*, 1956.

Dans l'étage boréal il y a 30 associations, parmi lesquelles 11 de forêts, 2 de broussailles, 3 de prairies mésophiles, 14 d'habitats humides. Les plus caractéristiques sont : *Bruckenthalio-Piceetum* BORHIDI 1969, *Hieracio rotundatae-Piceetum* Pawl. et Br. Bl. 1939, *Telekio speciosae-Alnetum incanae* COLDEA (1986) 1990.

Enfin, dans l'étage némoral on compte 50 associations, 23 de forêts, 3 de broussailles, 8 de prairies mésophiles, 16 d'habitats humides. Les associations typiques sont *Symphyto cordato-Fagetum* Vida 1959, *Pulmonario rubrae-Fagetum* (SOO, 1964) TÄUBER, 1987, *Festuco drymeiae-Fagetum* MORARIU *et al.*, 1968, *Carpino-Fagetum* PAUC, 1941, *Leucanthemo waldsteinii-Fagetum* (SOO, 1964) TÄUBER, 1987, *Hieracio rotundato-Fagetum* (VIDA, 1963) TÄUBER, 1987.

Pour l'ensemble des Carpates, l'indice de diversité phytosociologique est de 0,35 associations/100 km^2, pour les étages alpin et subalpin de 3,57 associations/km^2, pour l'étage boréal de 0,23 associations/km^2 et pour l'étage némoral de 0,12 associations/100 km^2.

La diversité phytosociologique, de même que la diversité floristique, est la plus grande dans les étages alpin et subalpin.

Du point de vue phytosociologique les Carpates roumaines ont une note régionale distincte aussi par la présence de plusieurs alliances endémiques comme : *Silenion lerchenfeldianae* SIMON, 1957, *Gypsophylion petraeae* BORHIDI & POCS, 1957, *Papavero-Thymion pulcherrimi* POP, 1968, *Veronicion baumgartenii* COLDEA 1991, *Lathyro-Carpinion* BOȘCAIU 1974, *Symphyto-Fagion* VIDA, 1959, *Seslerion rigidae* ZOLY, 1939, etc. (COLDEA, 1991).

CONCLUSIONS

On peut affirmer que la chaîne des Carpates, qui occupe un tiers du territoire de la Roumanie, possède une biodiversité élevée, tant au niveau floristique que phytosociologique.

La présence de cette chaîne montagneuse augmente beaucoup la biodiversité de la Roumanie comparativement aux pays voisins (la Hongrie à l'ouest, la Moldavie et l'Ukraine à l'est). En ce qui concerne les espèces de plantes, cet accroissement se traduit par un doublement de la diversité.

Rapportée à la surface, la diversité la plus élevée se trouve dans les étages alpin et subalpin, tandis qu'elle est environ dix fois plus réduite dans les étages forestiers.

BIBLIOGRAPHIE

BELDIE, A., 1977, 1979.– *Flora României vol I, II. Edit. Academiei, Bucuresti.*

CIOCÂRLAN, V., 1988, 1990.– *Flora ilustrata a României vol I, II. Edit. Ceres, Bucuresti.*

COLDEA, G., 1991 - *Prodrome des associations végétales des Carpates du sud-est (Carpates Roumaines). Documents phytosociologiques. N. S. 13, Camerino.*

IVAN, D., DONIȚĂ, N., COLDEA,G., SANDA, V., POPESCU, A., CHIFU, T., BOȘCAIU, N., MITITELU, D., PAUCĂ-COMĂNESCU, M., 1993.– *Végétation potentielle de la Roumanie. Braun-Blanquetia 9, Camerino.*

SĂVULESCU, T., red. 1952-1976.– *Flora Republicii Socialiste România vol 1-13. Edit. Academiei, Bucuresti.*

SCHMID, E., 1941.– *Vegetationsgürtel und Biocoenose. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 51.*

WALTER, H., STRAKA, H., 1970.– *Arealkunde. Ulmer, Stuttgart.*

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 159-162

VEGETATION AND SOIL DIVERSITY IN THE AREAS ABOVE TIMBERLINE OF THE TUSCAN-EMILIAN APENNINES (N ITALY)*

Giuseppina DOWGIALLO, Graziano ROSSI[1] & Marcello TOMASELLI[2]

Dipartimento di Biologia Vegetale, Università di Roma "La Sapienza", P.le A. Moro 5, I-00185 Roma.
[1]Dipartimento di Ecologia del Territorio, Università di Pavia, Via S. Epifanio 14, I-27100 Pavia, Italia (grossi@et.unipv.it).
[2]Dipartimento di Biologia evolutiva e funzionale, Università di Parma, Via delle Scienze, I-43100 Parma, Italia.

SUMMARY
(original scientific paper)

Vegetation and soil types in the summit areas of the Tuscan-Emilian Apennines were comparatively investigated. Vegetation types were defined and characterized by the phytosociological method; soil types were described through profiles and physical-chemical analyses and subsequently classified according to U.S.D.A. Here we present some preliminary results from these investigations, showing the correlations between some selected vegetation types belonging to different phytosociological classes and the underlying soil types.

KEY WORDS: Apennines - Soil-vegetation correlations - Vegetation typology - Soil typology.

RÉSUMÉ
(travail original)

DIVERSITÉ DE LA VÉGÉTATION ET DES SOLS AUX ÉTAGES SUPRAFORESTIERS DANS L'APENNIN TUSCO-ÉMILIEN (ITALIE SEPTENTRIONALE).
Une analyse comparative de la végétation et du sol a été réalisée dans l'Apennin tusco-émilien. Nous avons utilisé la méthode phytosociologique pour établir la typologie de la végétation et la méthode de l'U.S.D.A. pour l'étude des sols. On a présenté ici les résultats préliminaires qui montrent que dans certains cas il y a une bonne correspondance entre sol et type de végétation.

MOTS CLÉS : Apennin - Corrélation sol végétation - Typologie de la végétation - Typologie du sol.

INTRODUCTION

In the areas above the timberline the distribution of vegetation types is strongly conditioned by lithology and geomorphology. Through the study of the soil underlying vegetation types the degree of this dependence can be evaluated. In order to do this, we carried out a comparative study on vegetation and soil in the summit areas of the Tuscan-Emilian Apennines, this being the largest study so far in this area. Here we present the first results of this research along with short descriptions of the floristic-ecological features of some selected vegetation types and of the underlying soils.

STUDY AREA

The study was performed in the Tuscan-Emilian Apennines, a mountainous chain 250 kms long, situated approximately latitude 44°N, which separates the Po plain to the North from the Italian peninsula to the South. The Tuscan-Emilian Apennines have several peaks exceeding 2000 m with the highest one, Mount Cimone, rising to 2165 m. In the summit areas the geological substratum is relatively uniform, mostly consisting of Oligocenic sandstones (Macigno, Modino and Cervarola sandstones). During the Quaternary, the Tuscan-Emilian Apennines were subjected to glaciations that left evident traces, mostly

* Manuscrit reçu le 12 octobre 1996; version révisée acceptée pour publication le 29 octobre 1997.

Source : MNHN

on the northern slope of the chain (CARTON & PANIZZA, 1988). The climate can be defined as temperate montane, with a mean annual temperature of 2.1°C at M. Cimone and annual precipitation, more abundant on the southern slope, ranging from 1400 to 2300 mm at 1000 m a. s. l.

METHODS

The summit vegetation in the northern Apennines was investigated with the BRAUN-BLANQUET approach (BRAUN-BLANQUET, 1964) in plots ranging from 1 to 500 m^2. The choice of sampling plots was subjective, in line with the BRAUN-BLANQUET criteria. The floristic relevés were classified intuitively into phytosociological syntaxa according to the principle of species fidelity (BRAUN-BLANQUET, 1964). The cover of species in the plots was estimated using the current BRAUN-BLANQUET cover-abundance scale, as slightly modified by PIGNATTI & MENGARDA (1962). The nomenclature of species follows Pignatti (1982), that of the highest syntaxa, MUCINA *et al.* (1993). Within the different plant communities the distribution, genesis and properties of the characteristic soils were studied in selected areas through pits and augerings. For field description of the macromorphological soil characteristics the Soil Survey Staff Manual (1993) was used. The following physical and chemical analyses were carried out according to Soil Conservation Service methods (1992): pH (in H_2O and KCl), total and active $CaCO_3$, organic carbon and nitrogen content, particle-size analysis, C.E.C. and exchangeable bases, exchangeable acidity and, for some samples, dithionite - extractable Fe and Al. Diagnostic horizons as well as soil profiles were classified according to Soil Survey Staff system (1975, 1994).

RESULTS

The essential floristic and pedological features of some selected plant communities occurring in the summit areas of the Tuscan-Emilian Apennines are briefly presented.

1) CLASS *Thlaspietea rotundifolii*

Cryptogrammo-Dryopteridetum abbreviatae RIVAS-MARTINEZ in RIVAS-MARTINEZ & COSTA 1970.

This plant community is dominated by a number of ferns such as *Cryptogramma crispa*, *Dryopteris filix-mas*, *D. expansa*, *D. oreades*, *Athyrium filix-foemina*, *A. distentifolium*, *Phegopteris polypodioides* and *Polystichum lonchitis*. *Cryptogramma crispa* is generally the most abundant species; *Dryopteris filix-mas* is also constant, and occasionally codominant. The *Cryptogrammo-Dryopteridetum abbreviatae* is a colonizing vegetation of screes and boulder fields composed of arenaceous lithotypes. The soils on which this plant community grows consist of pockets of weathered rock material accumulated between the large boulders; they have a dark horizon of varying thickness, scarcely structured, with a rather high humus content (>5%) and acid pH values.

2) CLASS *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*

Community of *Juncus filiformis* and *Drepanocladus exannulatus*

This community has *Juncus filiformis* as dominant species in the herbaceous layer, while *Drepanocladus exannulatus* achieves dominance in the moss layer. It occupies the bottom of small depressions and ponds which are filled with water during most of the vegetation season, due to the occurrence of slowly permeable layers of loamy materials at a shallow depth. Soils (Typic Fluvaquents) are characterized by a dark but rather thin epipedon, where organic matter reaches quite a high proportion (10-15%). They are strongly to moderately acidic (pH 4.5-5.5) and moderately desaturated (30-40%).

3) CLASS *Salicetea herbaceae*

Oligotricho-Gnaphalietum supini Tomaselli 1991

The *Oligotricho-Gnaphalietum supini* (TOMASELLI, 1991) has *Soldanella pusilla* and the moss *Oligotrichum hercynicum* as diagnostic species, while *Gnaphalium supinum* often achieves dominance in the herbaceous layer. This association is found on small debris terraces originating from gelifraction on gently inclined N-facing slopes. Soils of the *Oligotricho-Gnaphalietum supini* are scarcely developed (Lithic Cryorthents, Lithic Udorthents) and consist of a stony ochric epipedon with low to very low organic C amounts (< 2-4%) and a shallow lithic contact (8-10 cm). The bedrock is either sandstone or marl, thus soil reaction ranges from strongly acidic to moderately acidic and base saturation varies from very low (< 10%) to quite high (> 50%).

4) CLASS *Seslerietea variae*

Trifolio-Festucetum puccinellii Rossi, 1994

The *Trifolio-Festucetum puccinellii* corresponds to pastures situated on northern slopes on marly-arenaceous substratum (M. Cervarola sandstones) and on marls (Alberese Formation). This association has *Festuca puccinellii* and *Crepis glabrescens* as diagnostic taxa. Other most frequent species are *Plantago alpina*, *Poa alpina*, *Festuca rubra* subsp. *commutata* (FOGGI & ROSSI, 1996) and *Trifolium thalii*. The *Trifolio-Festucetum puccinellii* is correlated with soils having the highest pH values (5.9-7.8) and the highest base status in the summit areas of the Tuscan-Emilian Apennines. They were found on slightly calcareous subalkaline Mollisols and Inceptisols (Rendolls, Haploborolls, Eutrochrepts) on sandstone. These soils have a rather thick mollic or ochric epipedon (30-40 cm), sometimes of colluvial origin, with a dense

Source : MNHN

network of herbaceous roots and medium to high contents of organic matter (7-12%), overlying a gravelly and stony C horizon, or, if present, a yellowish blocky cambic Bw horizon. Base saturation is higher than 50%.

5) CLASS *Caricetea curvulae*

Sileno exscapae-Trifolietum alpini Tomaselli & Rossi 1994

The *Sileno exscapae-Trifolietum alpini* (TOMASELLI & ROSSI, 1994) includes the primary cryoxerophytic grasslands occurring in the areas of the summit ridges. The diagnostic taxa of this association comprise *Trifolium alpini* and *Silene exscapa*. The *Sileno exscapae-Trifolietum alpini* could be split into several subassociations and variants corresponding to different microhabitats. The *Sileno exscapae-Trifolietum alpini* typicum, having *Trifolium alpini* as dominant species, has settled on the summit plateaus, where it is more exposed to the action of the wind. The *Sileno exscapae-Trifolietum alpini luzuletosum spicatae*, having *Alchemilla saxatilis* and *Festuca riccerii* (FOGGI & ROSSI, 1996) as dominant species, occurs on gently to moderately inclined slopes frequently located at the edge of the plateaus or close to the summit ridges. Both subassociations occur mainly in very stony and intensively eroded areas, where soil development is mostly limited by strong winds and cryogenic processes. There are only skeletal or ranker soils with an ochric epipedon (10-20 cm thick), directly overlying a stony C horizon (Lithic Cryorthents, Lithic Udorthents, with cryic and frigid temperature regimes respectively). Some soils are strongly acidic (pH 4-5) and desatured (base saturation < 10%), while some others are moderately acidic (pH 5.5-5.9) with a rather high base saturation (> 50%), depending upon the type of parent rock (sandstones or marls), but they all have medium-low organic C contents (2-5%) and a low CEC (< 15 cmol/kg).

6) CLASS *Nardo-Callunetea*

Anthoxantho-Brachypodietum genuensis Lucchese 1987

This association comprises the acidophytic pastures located on steep S-facing slopes. *Brachypodium genuense* is the dominant species in all stands of the association, while *Bupleurum cernuum*, *Galium centroniae*, *Knautia calabrica*, *Pimpinella alpestris*, *Scorzonera purpurea* and *Stachys pradica* can be regarded as diagnostic taxa. The *Anthoxantho-Brachypodietum genuensis* has mostly settled deep well drained soils with an ABC profile (Typic Haplumbrepts, Typic Cryumbrepts, Dystric Cryochrepts, Typic Dystrochrepts) on sandstones. These soils consist of a dark humiferous epipedon, very friable and filled with fine roots, and a cambic B horizon, with a weak blocky structure and frequent to abundant highly weathered rock fragments. Soils are moderately acidic (pH 5-6) and moderately desatured (35-40%).

7) CLASS *Loiseleurio-Vaccinietea*

Empetro-Vaccinietum gaultherioidis

The *Empetro-Vaccinietum gaultherioidis* includes the subalpine *Vaccinium* heaths showing the highest concentration of *Loiseleurio-Vaccinietea* species and having as diagnostic taxa *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium gaultherioides* and *V. vitis-idaea*.

Vaccinio-Hypericetum richeri

The *Vaccinio-Hypericetum richeri* is considerably poorer in *Loiseleurio-Vaccinietea* species with respect to the *Empetro-Vaccinietum gaultherioidis*. *Solidago alpestris* is the only diagnostic species of this association. Other most frequent species are *Vaccinium myrtillus*, *V. gaultherioides*, *Homogyne alpina* and some grassland species such as *Avenella flexuosa*, *Carex sempervirens* and *Leontodon helveticus*.

Both types of *Vaccinium* heaths are settled on N-facing slopes on colluvial deposits or morainic materials derived from arenaceous lithotypes. Most soils are rather deep and well developed, with more or less pronounced podzolic features, having a spodic B horizon, quite dark and rich in humus in its top part and showing a marked increase in free iron oxides with depth (Typic Haplorthods and Lithic Haplorthods below 1900 m a.s.l., Typic Cryorthods and Lithic Cryorthods above 1900 m). The top part of these profiles consists of a 6-10 cm thick, partly decomposed organic layer and a rather thin A horizon, with medium to high contents of organic C (5-13%), and a C/N ratio of 15-20. These soils are strongly acidic throughout the profile (pH 4-5); CEC is quite high (30-40 cmol/kg), but base saturation is low (15-20% in A, decreasing in the subsoil).

CONCLUSIONS

In our study for the first time some of the vegetation types most frequently occurring in the summit areas of the Tuscan-Emilian Apennines were characterized pedologically. Soil analyses show that the *Anthoxantho-Brachypodietum genuensis*, in addition to the *Empetro-Vaccinietum gaultherioidis* and the *Vaccinio-Hypericetum richeri*, occupies the most evolved soil types. The latter have until now been regarded as the plant communities closest to the climax above the timberline in the northern Apennines (FERRARI & PICCOLI, 1997). The co-occurrence of the *Anthoxantho-Brachypodietum genuensis* on an evolved soil type is explained by the secondary origin of this plant community, resulting from the destruction of *Vaccinium* heaths for grazing.

From the chemical point of view a limited range of diversity within the sampled soils was observed. Of special interest is the correlation between soils having the highest

Source : MNHN

pH values, highest base status and the *Trifolio-Festucetum puccinellii,* the plant community dominating on the marly slopes.

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was partly funded by the Italian M.U.R.S.T. (40%, resp. Prof. A. PIROLA, Pavia, and Prof. G. AVENA, Roma) and by the University of Pavia (F.A.R., resp. F. SARTORI, Pavia).

REFERENCES

BRAUN-BLANQUET, J., 1964.– *Pflanzensoziologie*. Springer, Wien.

CARTON, A. & PANIZZA, M., 1988.– *Il paesaggio fisico dell'Alto Appennino emiliano*. Grafis Edizioni, Bologna: 182 pp.

FERRARI, C. & PICCOLI, F., 1997.– The ericaceous dwarf shrublands above the Northern Apennines timberline (Italy). *Phytocoenologia*, 27: 53-76.

FOGGI, B. & ROSSI, G., 1996.– A survey of the genus *Festuca* (*Poaceae*) in Italy. I. The species of the summit flora in the Tuscan-Emilian Apennines and Apuan Alps. *Willdenowia*, 26(1/2): 183-216.

MUCINA, L., GRABHERR, G., ELLMAUER, T. & WALLNôFER, S., 1993.– *Die Pflanzengesellschaften ôsterreichs*. 3 vols. Fischer, Jena: 1450 pp.

PIGNATTI, S., 1982.– *Flora d'Italia*, 3 vols. Edagricole, Bologna: 2302 pp.

PIGNATTI, S. & MENGARDA, F., 1962.– Un nuovo procedimento per l'elaborazione delle tabelle fitosociologiche. Acc. Naz. dei Lincei, Rend. cl. Sc. Fis. Mat. Nat., s., VIII 32: 215-222.

SOIL CONSERVATION SERVICE, 1992.– *Soil survey laboratory methods manual*. Soil Survey Investigations, Report n° 42.

SOIL SURVEY DIVISION STAFF, 1993.– *Soil survey manual*. U.S.D.A. Handbook, 18: 437 pp.

SOIL SURVEY STAFF U.S.D.A., 1975.– *Soil Taxonomy*. Agricultural Handbook, 436: 754 pp.

SOIL SURVEY STAFF U.S.D.A., 1994.– *Keys to Soil Taxonomy*. Soil Cons. Serv. U.S. Dept. of Agric., Washington: 423 pp.

TOMASELLI, M., 1991.– The snow-bed vegetation in the northern Apennines. *Vegetatio*, 94: 177-189.

TOMASELLI, M. & ROSSI, G., 1994.– Phytosociology and ecology of *Caricion curvulae* vegetation in the northern Apennines (N Italy). *Fitosociologia,* 26: 51-62.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 163-176

DIVERSITÉ PHYTOÉCOLOGIQUE DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS DU BASSIN VERSANT D'AHANSAL : (HAUT ATLAS CALCAIRE - MAROC)*

Moulay Driss EL ALAOUI

Laboratoire d'Écologie Végétale, Faculté des Sciences-Semlalia, Université Cadi Ayyad, BP : S/15, 40001 Marrakech, Maroc.

SUMMARY
(original scientific paper)

PHYTOECOLOGICAL DIVERSITY OF FOREST ECOSYSTEMS OF THE AHANSAL WATERSHED (LIMESTONE HIGH ATLAS MOUNTAINS, MOROCCO).
Despite the few fragmentary informations provided by some authors, the forest vegetation of Limestone High Atlas mountains is still for the moment almost unknown. A detailed and complete phytoecological study is then necessary to carry out in deep and not easily accessible valleies. It is imperative to preserve these ecosystems and improve them using a rational adjusment to allow them to meet requirements of populations and authorities.

KEY WORDS: Morocco - Limestone High Atlas mountains - Bioclimatology- Vegetation - Degradation.

RÉSUMÉ
(travail original)

L'article proposé constitue une contribution à la connaissance des communautés végétales haut - atlasiques dans le bassin versant d'Ahansal. Les résultats d'une étude phytoécologique ont permis l'individualisation de formations forestières, préforestières, présteppiques et steppiques. Ces formations constituent des milieux naturels diversifiés profondément perturbés.

MOTS CLÉS : Maroc - Haut Atlas calcaire - Bioclimatologie - Groupements végétaux - Dégradation.

INTRODUCTION

La végétation forestière du bassin versant d'Ahansal et ces annexes restent pour l'instant à peu près inconnu, malgré quelques études et indications fragmentaires fournies par certains auteurs (QUÉZEL *et al.*, 1987). Une étude phytoécologique détaillée s'impose en particulier dans les vallées profondes et d'accès difficile. Un échantillonnage stratifié dense a permis l'étude et la mise en évidence de la diversité des milieux naturels de ce bassin. L'analyse factorielle des correspondances nous a permis de comprendre la répartition générale des différentes structures des peuplements. Ainsi les principaux groupements végétaux décrivent les différents gradients bioclimatiques et altitudinaux des vallées. La diversité des milieux naturels dans le bassin versant d'Ahansal engendre également une diversité floristique assez importante. L'origine de cette diversité est double, naturelle ou issue de la dégradation des différents milieux suite à l'éclatement des paysages en une multitude de faciès.

PRÉSENTATION DU MILIEU

SITUATION GÉOGRAPHIQUE : (carte I)

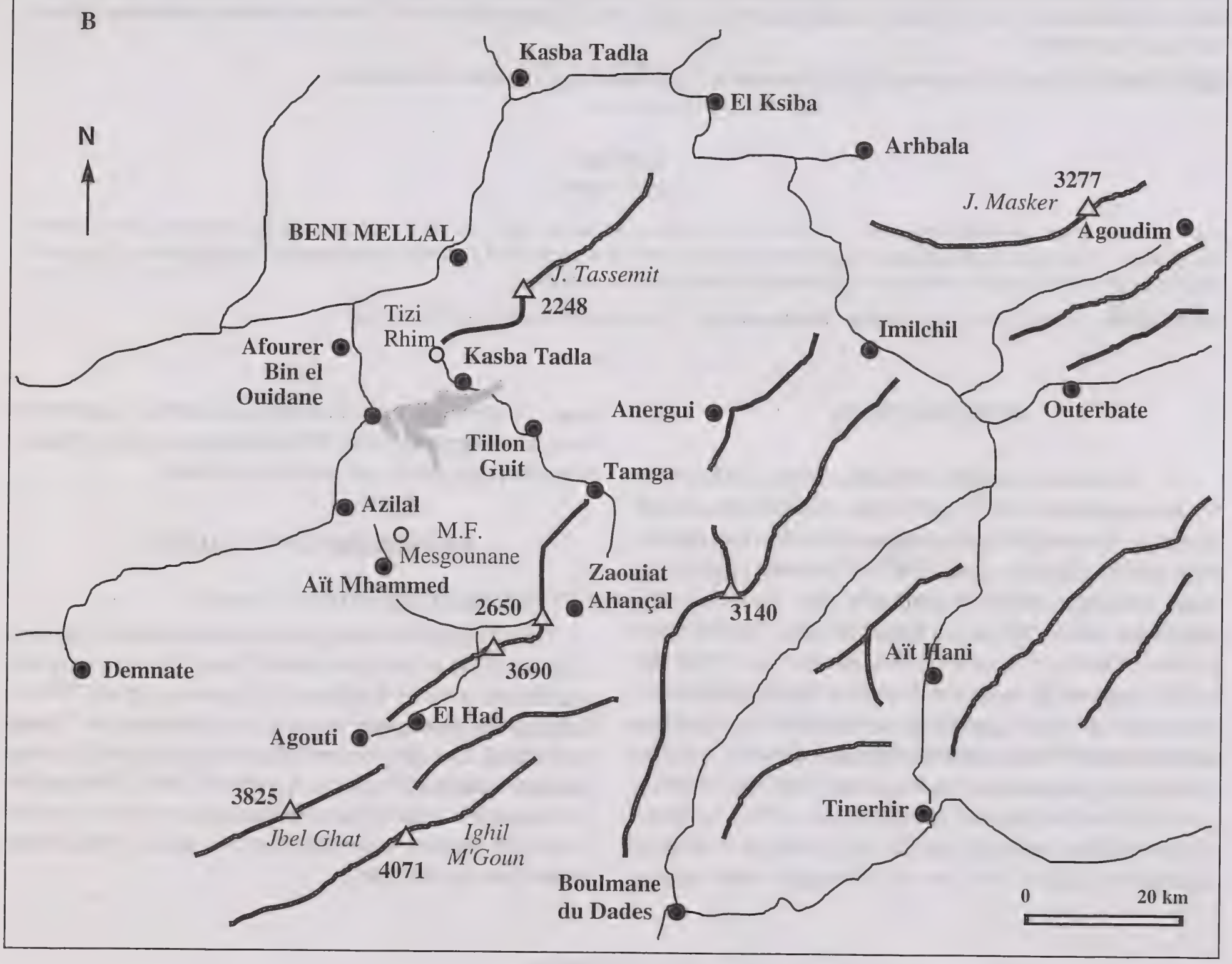
Dans la partie orientale du Haut Atlas Central Calcaire s'individualise le bassin versant d'Ahansal et ces annexes, constituant avec le bassin de la Tessaout et de l'Oued Lakhdar les principaux cours d'eau affluents de l'Oued Oum Rabii. Des altitudes moyennes à élevées et de vastes plateaux karstiques dominant à partir de 2 000-2 500 mètres présentant des modelés géomorphologiques variés sont les caractères propres qui distinguent ce bassin versant des autres chaînes atlasiques.

* Manuscrit reçu le 3 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 29 décembre 1997.

Source : MNHN

CARTE I.– Situation générale de la région étudiée.
A : Maroc.
B : Du bassin étudié.

General situation of the studied area.
A : Morocco.
B : Localization of the studied basin.



Source : MNHN

La lithologie

Les terrains calcaires ou calcaréo-marneux dominent dans l'ensemble du bassin, ceux siliceux (grès, argiles, pellites) et roches éruptives (basaltes, rhyolites) n'affleurent que très localement dans la partie aval ou amont du bassin (Tillouguit, Zaouiat Ahansal, Anergui).

Le climat

L'étude du climat du bassin versant d'Ahansal et ces annexes a été réalisée par l'utilisation de deux approches climatiques : La dynamique nuageuse (PEYRE, 1979, 1983) et l'Angle de GAMS modifié (MICHALET, 1991). En effet, en raison de la faiblesse du réseau climatologique et de l'absence de données chiffrées précises en particulier en montagne, PEYRE établie son système basé sur l'étude de la circulation des masses nuageuses (conditionnant les gradients ombriques) et les durées d'enneigement (conditionnant les gradients thermiques). Cette méthode basée essentiellement sur des observations qualitatives a permis par la suite de mettre en évidence le rôle majeur des aléas orographiques dans l'individualisation d'une typologie climatique. Dans cette typologie trois grandes familles de domaines climatiques sont définies selon leur degré hygrométrique. Ces domaines se succèdent latéralement mais aussi altitudinalement : 1) les domaines océaniques correspondant aux zones les plus touchées par la nébulosité, ils se localisent sur les massifs directement exposés aux courants d'air humide. 2) les domaines internes se situent au niveau des vallées internes, abrités derrière les hauts massifs. 3) les domaines semi-internes occupent une position intermédiaire. Ils sont plus ou moins touchés, suivant le type de temps et l'intensité des flux nuageux.

Contrairement au schéma général défini dans les autres vallées atlasiques du Haut Atlas de Marrakech (Alifriqui, 1986; HALOUI, 1986; OUHAMMOU, 1986) et de l'Atlas de Demnate (El ALAOUI, 1989), dans le bassin versant d'Ahansal et ces annexes, on ne voit pas s'individualiser de domaine interne. L'absence du domaine interne est liée principalement à l'orientation générale du bassin vis-à-vis des différents courants humides d'une part, et d'autre part à la présence et l'alternance de deux types de flux dépressionnaires (flux du nord-ouest et du sud-ouest). Ainsi on note la dominance du domaine semi-interne que l'on peut découper en plusieurs domaines semi-internes distingués par l'importance des effets des aléas orographiques, de l'abri par rapport aux courants humides et des différents effets mésoclimatiques.

L'utilisation de la méthode de l'Angle de GAMS modifié (MICHALET, 1991) a permis l'individualisation des domaines intermédiaires et internes atténués (68 $\alpha < 79$ pour l'ensemble du bassin). Les autres domaines reconnus au Maroc par cet auteur ne s'individualisent pas dans cette région.

On note une large dominance des domaines intermédiaires, les domaines internes atténués correspondent certainement aux parties les plus arides des domaines semi-internes du système de PEYRE (1983).

En conclusion, le climat du bassin versant d'Ahansal est typiquement méditerranéen à influence semi continentale. Il se situe essentiellement en bioclimat semi-aride à subhumide frais à froid et localement humide, ces particularités climatiques excluent certaines essences plus exigeantes en humidité comme *Quercus canariensis* et *Cedrus atlantica,* pourtant très proches géographiquement.

ÉTUDE DE LA VÉGÉTATION

MÉTHODE D'ÉTUDE DE LA VÉGÉTATION

Nous avons réalisé un échantillonnage phytoécologique stratifié dense selon la méthode des points relevés suivant des transects orientés de manière à traverser le maximum de strates préétablies, tout en suivant l'évolution des gradients climatiques (altitudinaux ou latéraux). Nous avons donc récolté l'information à plusieurs degrés (dit aussi en grappe), c'est le moyen le plus adapté aux conditions de la montagne marocaine. Cette méthode est en faite le résultat de trois types d'échantillonnage :

• Stratifié au 1er niveau : Formations végétales informées par les types de substrat.

• Systématique au 2e niveau : Transect linéaire choisi en fonction de la distribution des formations dans les domaines bioclimatiques et dans les faciès lithologiques.

• Objectif-raisonné au 3e niveau : Point relevé, surface homogène du point de vue microclimatique, édaphique et floristique.

Dans chaque relevé trois types de variables sont échantillonnées :

• Variables topoclimatiques : Elles sont représentées par : l'altitude, la pente, l'exposition, la position topographique, la nature du substrat et le type de sol.

• Variables floristiques : Au niveau de la végétation seules les espèces vivaces ont été relevées, en effet la végétation vivace intègre les conditions extrêmes stationelles, qui sont le plus souvent utilisées dans les systèmes et les classifications climatiques et phytogéographiques (m, M, P). LECOMTE (1984), en faisant deux traitements séparés : cortège complet et cortège vivace, a aussi montré que ce dernier apportait la quasi totalité de l'information.

• Variables structurales : Elles correspondent à la structure verticale et horizontale de la végétation (recouvrement général de la végétation, recouvrement de chaque strate et type de peuplement) et renseignent sur le dynamisme du peuplement. La physionomie de la végétation est prise en considération, ainsi chaque strate est représentée par son espèce dominante.

L'ensemble des variables écologiques échantillonnées sont au nombre de 16 totalisant 200 modalités différentes.

Source : MNHN

Le traitement des données est effectué par une série d'analyses factorielles de correspondances où les principaux éléments de l'analyse sont constitués par les espèces végétales (exprimées par leur présence-absence), alors que les éléments supplémentaires sont représentés par les variables topoclimatiques du milieu et par les variables structurales. Les cartes factorielles obtenues permettent de discriminer les différents groupements végétaux reconnus par des particularités écologiques et géomorphologiques au sein de chaque formation végétale. Dans cet article seule la typologie des formations végétales sera présentée.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Le traitement concernant les 220 relevés de la partie centrale du bassin, a mis en évidence la présence de huit formations végétales différenciées en relation avec l'étagement altitudinal. La figure 1 présente le nuage des points des principales variables écologiques sur le plan factoriel (1.2). L'examen des résultats montre le rôle déterminant du climat matérialisé ici par l'altitude et l'exposition. Dans cette répartition les axes 1 et 2 matérialisent un gradient altitudinal à la fois thermique et hydrique (effet GUTTMAN). On peut constater au centre de ce plan la dominance de formations sylvatiques forestières, et de part et d'autre des formations préforestières ou présteppiques et steppiques. Les autres plans (1-3) et (2-3) seront mentionnés pour la différenciation des différents groupements obtenus lors de la deuxième analyse. Ainsi on distingue les formations suivantes :

Formations à *Tetraclinis articulata*

Dans ce bassin le thuya de Berbérie est lié aux basses altitudes, uniquement dans la partie aval, sur des sols superficiels, généralement des conglomérats à texture grossière en bioclimat semi-aride tempéré, dans un domaine semi-interne bas définissant les milieux chauds et les moins arrosés du bassin. Ces îlots bien localisés de thuya se placent dans l'étage thermoméditerranéen supérieur ; ils forment des peuplements préforestiers où le thuya est rarement le seul arbre présent. Le cortège floristique du sous bois est assez riche comprenant beaucoup de thym, de globulaires, de genêts, de lavandes, des graminées, *Stipa tenacissima*, *Chamaerops humilis*, etc. On distingue les groupements suivants :

1 - Tétraclinaie à *Juniperus phoenicea, Phillyrea media, Ceratonia siliqua, Buxus balearica, Pistacia lentiscus, Thymus satureioides, Polygala balansae, Lavandula atlantica, Globularia alypum et Stipa parviflora*. Ce groupement s'individualise sur les bas de versants sud et sud-est au fond du bassin d'Imi-n-warg dans une tranche altitudinale comprise entre 1200 et 1250 m. C'est le faciès le plus thermophile et le plus xérophile, il se situe dans l'étage thermoméditerranéen supérieur variante semi-aride inférieur, dans un domaine semi-interne de basse altitude avec un degré d'océanité non négligeable en liaison avec la pénétration des brumes basses. Cette tétraclinaie caractérise aussi une zone où se mêlent des influences desséchantes liées à l'exposition, au substrat et aussi aux influences de la cuvette d'Imi-n-warg.

2 - Tétraclinaie à *Pistacia lentiscus, Juniperus phoenicea, Phillyrea angustifolia, Thymus satureioides, Helianthemum ledifolium, Biscutella didyma, Lotus maroccanus et Fumana calycina*. Ce groupement constitue le passage latéral vers le sud-ouest du type précédent. *Pistacia lentiscus* et *Juniperus phoenicea* codominent la strate arbustive. Ce faciès est moins xérophile que le précédent, il est placé dans l'étage thermoméditerranéen supérieur variante semi-aride moyen, dans un domaine semi-interne de basse altitude à degré d'océanité plus appréciable que le type 1.

3 - Tétraclinaie à *Pistacia lentiscus, Phillyrea angustifolia, Thymus satureioides, Globularia alypum, Hyparrhenia hirta, Ebenus pinnata, Anthyllis tetraphylla, Stipa parviflora et Fumana ericoides*. Ce groupement s'individualise sur les croupes sud et sud-est fermant la partie aval du bassin de Tamga. Ces croupes conglomératées ne dépassent pas 1350-1380 m, dans ce faciès le lentisque concurrence fortement le thuya. Ce faciès est plus thermophile que le précédent et moins xérophile que le premier. Il est placé dans le thermoméditerranéen supérieur variante semi-aride moyen, dans un domaine semi-interne de basse altitude à faible degré d'océanité.

4 - Tétraclinaie à *Pinus halepensis, Pistacia lentiscus, Thymus satureioides, Chamaerops humilis, Globularia alypum, Fumana thymifolia, Phagnalon saxatile, Polycnemum fontanesii et Helianthemum ledifolium*. Ce groupement se développe sur un substrat calcaréomarneux à pente forte. La tranche altitudinale ne dépasse pas 1400-1450 m. Ce faciès représente le type le plus humide et le plus alticole des tétraclinaies du bassin de Tamga. Il est placé dans l'étage thermoméditerranéen supérieur variante semi-aride moyen à supérieur, dans un domaine semi-interne de basse altitude avec une océanité appréciable en liaison avec l'ouverture de la vallée. Latéralement vers l'ouest et le nord-ouest c'est la pinède qui prend le relais. D'ailleurs vers les clairières on note la dominance de *Thymus satureioides, Globularia alypum et Fumana thymifolia* ; espèces indicatrices de milieux dégradés en bioclimat semi-aride tempéré à frais. Il s'agit d'une zone de transition entre la tétraclinaie et la pinède.

Dans l'ensemble ces tétraclinaies se présentent comme une mosaïque de faciès imbriqués en écailles, si bien qu'il est difficile d'établir des coupures précises.

Par rapport à l'ensemble des callitraies du Maroc, celles du bassin d'Ahansal se caractérisent par un degré de xérophilie assez important, ce qui justifie l'absence d'espèces hygrophiles comme *Olea europaea, Cistus*

Source : MNHN

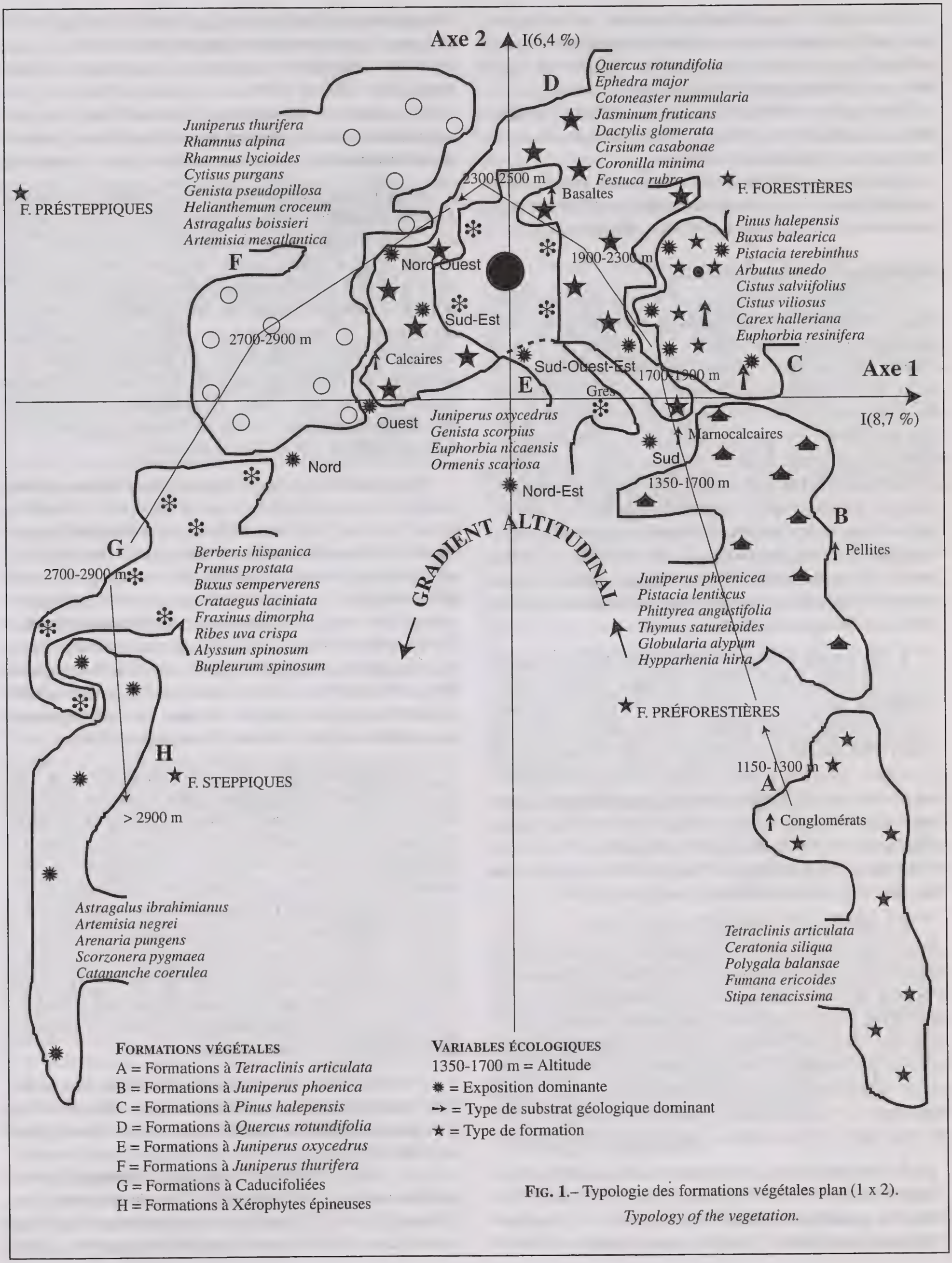


FIG. 1.– Typologie des formations végétales plan (1 x 2).

Typology of the vegetation.

Source : MNHN

monspeliensis, Cistus villosus, et dans les faciès les plus hygrophiles *Arbutus unedo* et *Quercus rotundifolia.* Mais la présence presque constante du genévrier de phenicie sépare bien ces callitraies de celles du bloc septentrional.

Sur le plan phytosociologique ces callitraies se rattachent à l'association : *Polygalo-balansae Tetraclinetum-articulatae.* (BARBERO *et al.*, 1981).

Les trois premiers groupements peuvent être rattachés à la sous association : *Tetraclinetosum* et le dernier groupement est rattaché à la sous association : *Pinetosum.*

Formations à *Juniperus phoenicea*

Ces formations se développent sur des marnocalcaires, ou des pellites avec un sol superficiel, elles occupent principalement les expositions chaudes et indiquent des milieux ouverts. Ces formations peuvent être pures ou mélangées au thuya, au pin d'Alep, au chêne-vert et au genévrier thurifère dans les parties froides. Ces junipéraies forment des formations préforestières et présteppiques, elles se présentent sous forme de futaies assez basses et ouvertes, le sous bois est relativement pauvre. On note la présence de sept groupements distincts floristiquement et écologiquement. Ces groupements s'étagent du thermoméditerranéen supérieur au méditerranéen supérieur, en bioclimat semi-aride frais à froid, dans des domaines semi- internes. On peut retenir les groupements les plus caractéristiques déterminés par le plan (1-2) lors de la deuxième analyse :

1 - Junipéraie à *Tetraclinis articulata, Polygala balansae, Euphorbia resinifera, Thymus satureioides, Globularia nainii, Stipa tenacissima et Ceratonia siliqua.* Ce groupement s'individualise au niveau des gorges de l'Assif Wabzaza et Assif Melloul. Il occupe une tranche altitudinale comprise entre 1 200 et 1 300 m, en exposition sud et sud-ouest. Ce groupement se caractérise par la présence d'espèces plus thermophiles et xérophiles. Il s'agit d'un faciès très clair, placé dans l'étage thermoméditerranéen supérieur variante semi-aride inférieur, dans un domaine semi-interne de basse à moyenne altitude.

2 - Junipéraie à *Pistacia lentiscus, Juniperus oxycedrus, Cistus albidus, Globularia nainii, Polygala balansae, Stipa tenacissima et Tetraclinis articulata.* Ce groupement s'oppose au précédent tout en restant dominant entre 1 350 et 1 450 m. À ce niveau le thuya est fortement dominé par le lentisque, *Polygala balansae* est concurrencée par *Cistus albidus* qui domine la strate buissonnante basse. C'est un faciès moins thermophile que le premier, il occupe l'étage mésoméditerranéen inférieur variante semi-aride inférieur à moyen, dans un domaine semi-interne de moyenne altitude.

3 - Junipéraie à *Pistacia lentiscus, Stipa tenacissima, Thymus satureioides, Anthyllis tetraphylla, Globularia alypum.* Ce groupement s'individualise au fond de la partie moyenne de la vallée d'Ahansal, dans un bassin très abrité définissant le pôle le plus sec de la vallée. À cette aridité climatique s'ajoute une aridité édaphique accentuée par les effets des expositions chaudes. Ce groupement se développe entre 1 300 et 1 400 m, constituant le faciès le plus xérophile. Il est placé dans l'étage mésoméditerranén inférieur variante aride supérieur à semi-aride inférieur, dans un domaine semi-interne de moyenne altitude très continental.

4 - Junipéraie à *Hyparrhenia hirta, Thymus satureioides, Fumana thymifolia, Anthyllis tetraphylla et Pistacia atlantica.* Ce groupement s'individualise en aval du bassin d'Igli, sur des croupes marnocalcaires orientées vers le sud, sud-ouest et ouest. La tranche altitudinale est comprise entre 1 200 et 1 300 m. Malgré l'impact des brumes basses qui affectent ces croupes, ce bassin subit des influences desséchantes importantes liées à l'exposition, au substrat et surtout aux influences des cuvettes avoisinantes. Cette junipéraie pure et dense est placée dans l'étage mésoméditerranéen inférieur variante semi-aride moyen, dans un domaine semi-interne de moyenne altitude à degré d'océanité atténué.

5 - Junipéraie à *Buxus balearica, Quercus rotundifolia, Fraxinus xanthoxyloides, Pinus halepensis, Globularia nainii, Teucrium fruticans et Chamaerops humilis.* Ce groupement peut succéder au précédent, mais il est plus dominant en bas des versants ouest et sud-ouest des gorges de la partie moyenne de la vallée. Ce groupement ne dépasse guère 1 450 m sur des marnocalcaires friables. Il s'agit d'une mosaïque mésophile dense liée aux conditions mésoclimatiques de ces gorges : faible inversion thermique et faible océanité. Cette junipéraie occupe l'étage mésoméditerranéen inférieur à moyen variante semi-aride moyen, dans un domaine semi-interne de moyenne altitude.

6 - Junipéraie à *Euphorbia resinifera, Globularia nainii, Chamaerops humilis, Pituranthos scoparius, Ephedra major, Teucrium fruticans, Polygala balansae, Genista scorpius, Fraxinus dimorpha et Juniperus oxycedrus.* Ce groupement s'individualise sur les croupes sud et sud-ouest dominant la région de Tazoult, dans une tranche altitudinale comprise entre 1 600 et 1 700 m. Ces croupes à affleurement rocheux abritent des espèces ripicoles qui caractérisent ce faciès. Ce groupement se trouve abrité des courants humides qui envahissent le bassin de Tazoult. Il occupe l'étage mésoméditerranéen moyen variante semi-aride inférieur à moyen, dans un domaine semi-interne de moyenne altitude à degré d'océanité atténué.

7 - Junipéraie à *Rhamnus lycioides, Pistacia terebinthus, Juniperus oxycedrus, Ephedra major, Ononis atlantica, Teucrium fruticans, Globularia nainii, Pituranthos scoparius et Chamaerops humilis.* Ce groupement caractérise une partie des falaises calcaires dominant la partie moyenne de la vallée. Il s'individualise sur les expositions sud entre 2 000 et 2 150 m, il succède également à la pinède type 4. C'est le faciès le plus alticole et le plus froid, il est

Source : MNHN

placé dans l'étage méditerranéen supérieur (niveau inférieur à moyen) variante semi-aride supérieur, dans un domaine semi-interne alticole.

Par rapport aux autres vallées du Haut Atlas, on note l'absence, d'une part des junipéraies très continentales à *Retama dasycarpa* et *Adenocarpus anagyrifolius*, et d'autre part celles alticoles à xérophytes épineuses. L'absence des premières est liée à l'orientation générale de la vallée qui ne favorise pas l'individualisation des domaines internes ; alors que l'absence des secondes est liée aux gradients climatiques (hydrique et thermique) qui permettent le passage direct des junipéraies basses à la pinède ou à la chênaie, très rarement à la thuriféraire.

Sur le plan phytosociologique, les groupements de type 1 et 2 peuvent se rapporter au *Polygalo-balansae-Tetraclinetum articulatae*, (BARBERO *et al.*, *op. cit.*). Les groupements 5, 6 et 7 pourraient s'intégrer à l'ordre des *Ephedro- Juniperetalia* (QUÉZEL & BARBERO, 1981). les types 3 et 4 semblent posséder des caractères intermédiaires entre ces derniers et ceux du *Polygalo- Tetraclinetum*.

Formations à *Pinus halepensis*

Ces formations viennent se placer au-dessus des précédentes, les meilleurs peuplements se trouvent localisés sur des glacis en bas de pentes et le long des ravins formant localement des peuplements climaciques. Les sols marno-calcaires, à bilan hydrique très contrasté favorisent largement le pin par rapport aux autres essences sensibles. Le Pin d'Alep longe toute la vallée d'Ahansal et se développe beaucoup plus dans la partie aval entre Tamga et Tifwina. Certaines colonies peuvent monter jusqu'à 2 300 m et entrer donc en contact avec le Genévrier thurifère (BELGHAZI, 1983). Ces pinèdes occupent principalement des domaines semi-internes relativement affectés par les influences océaniques. Ces peuplements sont exclusivement des futaies pures ou mélangées, le cortège floristique reste dans l'ensemble assez faible ; localement on note une prolifération des cistes. Neuf groupements ont été inventoriés ; nombreux se caractérisent par une régénération très importante dont le degré diffère d'un secteur à l'autre. Cependant les meilleurs peuplements subissent une exploitation abusive (coupes forestières, délits, surpâturage). Actuellement, on voit sur le terrain que le pin d'Alep est en train d'envahir de plus en plus la chênaie sclérophylle de *Quercus rotundifolia*. Une étude est en cours de réalisation pour mieux comprendre l'écologie du pin d'Alep dans cet environnement. On retient les principaux groupements déterminés par le plan (1-2) lors de la deuxième analyse.

** **Pinèdes thermophiles**

1 - Pinède à *Pistacia lentiscus, Quercus rotundifolia, Juniperus oxycedrus, Genista scorpius, Cytisus purgans, Cistus salviifolius et Thymus satureioides*. C'est la pinède la plus basse, elle domine les croupes est-nord-est de Tamga aval dans une tranche altitudinale comprise entre 1 200 et 1 300 m. Ces croupes sont fréquemment touchées par des brumes basses. C'est à ce niveau que l'on voit descendre *Cytisus purgans var balansae* le plus bas dans cette vallée et même dans tout le Haut Atlas. Cette pinède occupe l'étage mésoméditerranéen inférieur à moyen variante semi-aride inférieur à moyen, dans un domaine semi-interne de basse à moyenne altitude à degré d'océanité accentué.

2 - Pinède à *Juniperus phoenicea, Tetraclinis articulata, Phillyrea media, Juniperus oxycedrus, Thymus satureioides, Ebenus pinnata, Anthyllis tetraphylla, Phagnalon saxatile, Polycnemum fontanesii et Fumana ericoides*. Ce groupement s'oppose à la junipéraie type 1, il caractérise un faciès un peu thermophile. Cette zone est moins océanique que celle de Tamga en raison de l'abri manifesté par l'orographie du côté nord-ouest. Ce groupement est placé dans l'étage méditerranéen méso niveau inférieur variante semi-aride inférieur, dans un domaine semi-interne de moyenne altitude à degré d'océanité atténué.

3 - Pinède à *Pistacia lentiscus, Phillyrea media, Thymus satureioides, Euphorbia resinifera, Ebenus pinnata, Asparagus acutifolius et Globularia nainii.* Cette pinède s'individualise au-dessus de la junipéraie type 1. Elle occupe une tranche altitudinale allant de 1350 à 1500 m, sur des marnocalcaires à affleurement rocheux très localisé. Cette pinède est moins thermophile et moins xérophile que la précédente. Elle est placée dans l'étage mésoméditerranéen inférieur à moyen variante semi-aride moyen, dans un domaine semi-interne de moyenne altitude à degré d'océanité plus au moins accentué.

4 - Pinède à *Juniperus phoenicea, Buxus balearica, Juniperus oxycedrus, Fraxinus xanthoxyloides, Cistus villosus, Lotus maroccanus et Hedysarum humilis.* Cette pinède vient s'installer au-dessus de la junipéraie type 5, pour monter jusqu'à 1 550 m. C'est une mosaïque où le Pin d'Alep est à peine dominant, localement *Buxus balearica* peut former des nappes avec d'avantages de *Fraxinus xanthoxyloides* et *Juniperus phoenicea*. Ces milieux se caractérisent par un climat relativement sec et froid (inversion thermique) qui semble être à la fois impropre au chêne-vert et au Pin d'Alep. Cette pinède est plus froide que les précédentes. Elle occupe l'étage mésoméditerranéen moyen à supérieur variante semi-aride moyen à supérieur, dans un domaine semi-interne de moyenne altitude à degré d'océanité atténué.

** **Pinèdes mésophiles**

5 - Pinède à *Arbutus unedo, Buxus balearica, Pistacia lentiscus, Phillyrea media, Thymus satureioides, Chamaerops humilis, Cistus villosus, Fumana spachii, Coronilla minima, Dactylis glomerata, Hedysarum humilis,*

Source : MNHN

Leuzea conifera et Cistus laurifolius. Ce groupement constitue la première pinède mésophile du bassin de Tamga. Il se développe sur des grès chocolatés entre 1 350 et 1450 m. en exposition nord-ouest. Au niveau de cette zone l'impact et la fréquence de la nébulosité sont importants, cependant les effets desséchants des cuvettes avoisinantes restent considérables en particulier pendant la saison sèche. La strate arbustive est dominée par l'arbousier. Ce groupement occupe l'étage mésoméditerranéen inférieur variante subhumide inférieur, dans un domaine semi-interne de moyenne altitude à degré d'océanité accentué.

6 - Pinède à *Quercus rotundifolia, Juniperus oxycedrus, Phillyrea media, Jasminum fruticans, Colutea arborescens, Fraxinus dimorpha, Cistus salviifolius, Leuzea conifera, Onobrychis saxatilis, Carex halleriana, Teucrium chamaedrys et Cynosurus elegans*. Ce groupement constitue le passage latéral vers le nord du type précédent, le niveau altitudinal ne dépasse pas 1 500 m. À ce niveau, certaines espèces thermophiles disparaissent en particulier l'arbousier et le lentisque. La strate arbustive est fortement concurrencée par le chêne-vert. La disparition du thym est certainement liée à la présence d'un sol relativement profond et d'une litière abondante. Ce groupement occupe l'étage mésoméditerranéen moyen à supérieur variante subhumide inférieur dans un domaine semi-interne de moyenne altitude à degré d'océanité accentué.

7 - Pinède à *Quercus rotundifolia, Juniperus oxycedrus, Arbutus unedo, Viburnum tinus, Buxus balearica, Carex halleriana, Cistus villosus, Chamaerops humilis, Fumana thymifolia et Coronilla minima*. Ce groupement se développe au sud-ouest de Tamga sur les croupes orientées nord et nord-ouest. La tranche altitudinale est comprise entre 1400 et 1550 m. Cette zone est directement ouverte sur les influences océaniques de secteur ouest et nord-ouest. Ce groupement indique les stations privilégiées de la vallée : Sols siliceux les plus profonds en bioclimat subhumide tempéré. La présence de *Buxus balearica* et *Chamaerops humilis* n'est que sporadique. Ce groupement est placé dans l'étage mésoméditerranéen inférieur à moyen variante subhumide inférieur à moyen, dans un domaine tantôt semi-interne (été) tantôt océanique (hiver, printemps) de moyenne altitude à degré d'océanité accentué.

8 - Pinède à *Quercus rotundifolia, Juniperus oxycedrus, Juniperus phoenicea, Cistus villosus, Carex halleriana, Globularia alypum, Anarrhinum pedatum, Dactylis glomerata, Scutellaria orientalis, Hedysarum humilis et Thymus satureioides*. Ce groupement représente le faciès amont de la pinède aval de la vallée d'Ahansal. Il s'individualise au-dessus du type 6 ou du précédent sur les croupes ouest et nord-ouest dans une tranche altitudinale ne dépassant pas 1 750 m. À ce niveau le pin d'Alep est concurrencé par le chêne-vert et l'oxycèdre en raison d'une augmentation de la nébulosité et du froid ; en effet dans cette zone la neige peut persister deux à trois semaines. Ce faciès est placé dans l'étage mésoméditerranéen supérieur à méditerranéen supérieur (niveau inférieur) variante subhumide inférieur, dans un domaine semi-interne à océanique de moyenne altitude à degré d'océanité élevé.

**** Pinède froide**

9 - Pinède à *Juniperus oxycedrus, Juniperus thurifera, Rhamnus lycioides, Globularia nainii, Teucrium fruticans, Genista scorpius, Euphorbia nicaensis et Bupleurum atlanticum.* Ce groupement caractérise les pinèdes alticoles et froides de la partie amont de la vallée d'Ahansal. Il s'individualise sur des escarpements calcaires dans une tranche altitudinale comprise entre 2150 et 2250 m, en exposition sud et sud-ouest à l'abri des vents humides de secteur ouest-nord-ouest. Certains pieds isolés de *Pinus halepensis* peuvent monter jusqu'à 2370 m. La dominance du substrat rocheux a permis la prolifération de *Rhamnus lycioides*, *Globularia nainii* et *Teucrium fruticans*. Ce faciès relativement continental occupe l'étage méditerranéen supérieur (niveau moyen à supérieur) variante semi-aride supérieur, dans un domaine semi-interne alticole à degré d'océanité atténué.

Par rapport aux autres pinèdes atlasiques (Marrakech - Demnate), on note une ressemblance entre les pinèdes xérophiles d'Ahansal et celles de la vallée de Tessaout (El ALAOUI, 1989), du bassin du Rdat (PEYRE, 1983), de la région d'Amezmiz (ALIFRIQUI, 1986) et celles du bassin de l'Ounein (PEYRE, 1985). Les pinèdes mésophiles ainsi que le type 4, restent typiques à la vallée d'Ahansal.

Si l'on considère maintenant le cadre phytosociologique établi par (BARBERO *et al.*, 1981), on remarque que certaines pinèdes atlasiques constituent la sous-association *Pinetosum* du *Polygalo - Tetraclinetum*. Dans la vallée d'Ahansal, on peut rattacher à cette sous association les types 1, 2 et 3 bien qu'ils soient nettement enrichis en caractéristiques des unités supérieures. QUÉZEL et *al.* (1987) ont défini l'association à *Pinus halepensis* et *Leuzea conifera* dans le bassin de l'Ahansal. Cette association originale et typique à cette vallée appartenant à l'alliance *Juniperion oxycedri - Rhamnion atlanticae* (QUÉZEL & BARBERO, 1987) de l'ordre des *Pistacio - Rhamnetalia* caractériserait les étages mésoméditerranéen et méditerranéen supérieur. Les auteurs considérant *Leuzeo - Pinetum* comme un groupement préforestier se posent le problème du véritable climax en estimant sans doute que le *Leuzeo-Pinetum* est un stade de dégradation. Dans le bassin d'Ahansal selon les auteurs, le climax pourrait être en partie, au moins à l'étage méditerranéen supérieur, le *Junipero oxycedri - Quercetum rotundifoliae*. Plus bas, les auteurs ne précisent pas le climax et signalent simplement la présence du *Buxo balearicae-*

Source : MNHN

Quercetum rotundifoliae sans préciser la filiation possible avec le Leuzeo - Pinetum.

Pour cette hypothèse on peut rattacher les pinèdes de type (5, 6, 7, 8 et 9) dans le *Leuzeo - Pinetum*, et le type 4 dans le *Buxo balearicae- Quercetum rotundifoliae.*

En ce qui concerne le problème du climax, le pin d'Alep dans la vallée d'Ahansal, est un véritable climax tout comme dans les autres vallées atlasiques et en particulier la vallée de Tessaout. Il ne provient pas d'une hypothétique disparition d'un *Junipero oxycedri - Quercetum.* Ce dernier ou d'autres associations plus hygrophiles caractérisent des domaines plus océaniques qui apparaissent au-dessus de la pinède.

L'échantillonnage fin réalisé dans la vallée d'Ahansal montre bien les différences écologiques entre les pinèdes, les chênaies, les junipéraies rouges et les oxycédraies.

Formations à *Quercus rotundifolia*

Le chêne-vert constitue l'une des espèces dominantes et la plus répandue dans le bassin d'Ahansal. Il prend le relais du Pin d'Alep au-dessus de 1900 m. Il s'agit de chênaies d'assez médiocre venue, souvent avec *Juniperus oxycedrus* et dont la hauteur atteint rarement 10 m sur les massifs les mieux arrosés. Dans de nombreux secteurs, le chêne-vert constitue la limite forestière supérieure entre 2400 et 2500 m. Ces chênaies s'étagent du mésoméditerranéen au montagnard méditerranéen, en bioclimat semi-aride et subhumide frais à froid dans des domaines océaniques ou semi-internes à influence océanique considérable (El ALAOUI, 1994) Dans tous les massifs étudiés, les traces d'un pâturage intensif sont partout présentes. Le cortège floristique est inégalement réparti entre les différents secteurs du bassin versant. Il s'agit d'un milieu ouvert très perturbé par les contraintes climatiques, édaphiques, humaines et le surpâturage en particulier, ce qui explique l'appauvrissement correspondant à des formations de type plutôt préforestier que forestier. Beaucoup de chênaies sont constituées par des peuplements issus de rejet de souche. Le plan (1-2) obtenu lors de la deuxième analyse, montre l'individualisation de onze types de chênaies distingués aussi bien sur le plan climatique, édaphique qu'écologique, dont certaines restent plus caractéristiques au Haut Atlas Central calcaire. On retient les groupements suivants :

** **Chênaies sèches**

1 - Chênaie à *Pistacia lentiscus, Phillyrea media, Thymus satureioides, Globularia alypum, Chamaerops humilis et Genista scorpius*. Ce groupement représente le faciès le plus bas et le plus thermophile. Il assure le passage latéral vers l'ouest de la tétraclinaie type 2. Il s'installe dans une tranche altitudinale comprise entre 1200 et 1350 m, sur des grès argileux. À ce niveau le lentisque est très développé dominant localement le chêne-vert. Ce groupement occupe l'étage mésoméditerranéen inférieur variante semi-aride moyen, dans un domaine semi-interne de moyenne altitude à degré d'océanité accentué.

2 - Chênaie à *Buxus balearica, Pinus halepensis, Juniperus phoenicea, Fraxinus xanthoxyloides, Colutea arborescens, Cistus villosus et Daphne gnidium*. Ce groupement de physionomie préforestière s'oppose à la pinède type 4 en bas des gorges colluvionnées. Il peut constituer un niveau bien développé sur les croupes est-nord-est de l'Assif Melloul entre 1500 et 1800 m. Dans ces niveaux le chêne-vert n'est pas bien venant, beaucoup de sujet sont morts sans traces de régénération; à cause de l'aridité climatique générale. Localement le buis des baléares peut constituer des nappes importantes en mélange avec quelques caducifoliées. Ce faciès sec et continental occupe l'étage mésoméditerranéen supérieur à méditerranéen supérieur (niveau inférieur) variante semi-aride supérieur, dans un domaine semi-interne de moyenne altitude à degré d'océanité atténué.

3 - Chênaie à *Juniperus oxycedrus, Ephedra major, Genista pseudopilosa, Ormenis scariosa, Euphorbia nicaensis, Thymus algeriensis et Juniperus thurifer*a. Ce groupement s'individualise au fond de la vallée d'Ahansal sur des croupes sud à sud-ouest, entre 2000 et 2150 m. Le substrat est très blocailloux et cailloutis. Ce faciès préforestier s'inscrit dans un gradient de continentalité et de froid important, il est en faite la résultante de l'action combinée de l'aridité climatique générale qui affecte cette zone et du déficit hydrique édaphique marqué par l'absence d'un sol, pouvant assurer une compensation. Ce groupement continental occupe l'étage méditerranéen supérieur (niveau moyen) variante semi-aride supérieur, dans un domaine semi-interne alticole à degré d'océanité atténué.

****Chênaies mésophiles et humides**

4 - Chênaie à *Arbutus unedo, Viburnum tinus, Phillyrea media, Cistus laurifolius, Silene mellifera, Moehringia pentandra et Dactylis glomerata.* Ce groupement caractérise les escarpements océaniques du bassin de Tamga entre 1750 et 1950 m. Il s'individualise sur des affleurements gréso-marneux développant un sol relativement profond. Ce faciès mésophile marque la limite amont *d'Arbutus unedo* et *Viburnum tinus* dans la vallée d'Ahansal. Ce groupement forestier est placé dans l'étage mésoméditerranéen moyen variante subhumide moyen, dans un domaine océanique de moyenne altitude.

5- Chênaie à *Scutellaria demnatensis, Balansaea glaberrina, Festuca triflora, Sedum foresterianum et Scrofularia laevigata.* Ce groupement s'individualise sur des croupes basaltiques orientées nord et nord-est dans la région de Tazoult. Sur ces croupes se développe un sol brun forestier abritant une belle futaie à densité élevée. Cette zone est facilement affectée par les courants humides, l'enneigement peut y durer entre trois à quatre semaines. Ce faciès forestier est relativement plus humide et plus froid

Source : MNHN

que le précédent. Il est placé dans l'étage méditerranéen supérieur (niveau moyen à supérieur) variante subhumide moyen, dans un domaine océanique de moyenne altitude à degré d'océanité accentué.

6 - Chênaie à *Digitalis lutea, Dactylis glomerata, Festuca rubra, Galium aparinella et Pimpinella tragium.* Ce groupement se développe sur les croupes calcaires de la région de Tagourt et Talmest dans la partie moyenne de la vallée. Il s'installe entre 1900 et 2000 m. Ces croupes orientées ouest et nord-ouest sont directement affectées par les courants humides de secteur nord-ouest. Ce faciès s'inscrit dans un gradient ombrique croissant par rapport au précédent. Il s'agit d'une belle futaie où la régénération est importante. Ce groupement forestier occupe l'étage méditerranéen supérieur (niveau moyen à supérieur) variante subhumide moyen à supérieur, dans un domaine océanique alticole à océanité accentuée.

7 - Chênaie à *Genista florida, Juniperus oxycedrus, Cistus laurifolius, Digitalis lutea, Balansaea glaberrina, Geranium sylvaticum, Anthemis pedunculata, Vicia sativa et Achillea ligustica.* Ce groupement se développe sur les croupes gréseuses orientées nord et nord-ouest dominant la région de Mesgounane, dans la partie aval du bassin d'Ahansal. Il occupe une tranche altitudinale comprise entre 2050 et 2200 m. Cette zone est privilégiée lors du passage de tout les courants humides de secteur ouest et nord-ouest, c'est le premier pôle humide de la zone étudiée. C'est la seule chênaie à ciste de laurier. Ce type est placé dans l'étage méditerranéen supérieur variante subhumide supérieur à humide inférieur, dans un domaine océanique alticole à forte océanité.

**** Chênaies froides et alticoles**

8 - Chênaie *à Buxus sempervirens, Cytisus purgans, Astragalus boissieri, Digitalis lutea et Coronilla minima.* Ce groupement caractérise les chênaies amonts du bassin d'Ahansal. Il s'individualise sur des glacis calcaires avec beaucoup de cailloux et de blocailles meubles, localement des basaltes affleurent. La pente est assez forte et la tranche altitudinale est comprise entre 2200 et 2400 m. Les expositions dominantes sont l'ouest et le nord-ouest. C'est un faciès assez dense où le buis peut former des nappes importantes. Dans cette zone se manifeste l'impact des deux flux dépressionnaires (flux du nord-ouest et du sud-ouest), ce qui donne à ces milieux un degré d'océanité très élevé. L'altitude importante de ces massifs, la proximité des pôles froids enneigés marquent cette zone par un degré de froid élevé. Localement ce groupement constitue la limite forestière supérieure. Vers le haut on passe à la buxaie. Ce faciès à déterminisme climatogéomorphologique occupe l'étage montagnard méditerranéen inférieur à moyen variante subhumide supérieur à humide inférieur, dans un domaine océanique alticole à fort degré d'océanité.

9 - Chênaie à *Fraxinus dimorpha, Prunus prostrata, Juniperus oxycedrus, Euphorbia megalatlantica et Alyssum spinosum.* Ce groupement assure le relais vers le nord-est du type 6. Il se développe entre 2000 et 2200 m. sur des pentes fortes, sur un substrat caillouteux. Cette chênaie claire se termine par un fin niveau à frêne dimorphe dans un milieu gélif et mal drainé. Ce faciès humide et froid occupe une zone impropre au thurifère en raison de l'individualisation du domaine océanique. Ce groupement à déterminisme climato-édaphique marque la limite forestière supérieure au niveau de la partie moyenne de la vallée. Il occupe l'étage montagnard méditerranéen inférieur variante subhumide moyen à supérieur, dans un domaine océanique alticole à océanité élevée.

10 - Chênaie à *Rhamnus alpina, Cotoneaster nummularia, Alyssum spinosum, Cytisus purgans et Centaurea sp.* Ce groupement est typique aux falaises calcaires dominant le bassin d'Igli. Ce type prend la place du précédent dans les expositions nord et nord-ouest entre 2100 et 2300 m. À ce niveau le chêne-vert est nain à cause du froid et de l'effet des crêtes. Il s'agit d'une formation limite et où la strate buissonnante est fortement enrichie par les xérophytes épineuses. Ce groupement occupe l'étage montagnard méditerranéen moyen variante subhumide moyen à supérieur, dans un domaine océanique alticole à forte océanité.

11 - Chênaie à *Ribes uva crispa, Crataegus laciniata, Alyssum spinosum, Astragalus ibrahimianus et Scorzonera pygmaea.* Ce groupement peut s'installer au-dessus du type 8, tout en restant dominant sur les croupes nord-est. Ici le chêne-vert peut monter en pieds isolés jusqu'à 2550 m, développant un faciès très clair à cause des gradients d'enneigements importants. À partir de là on passe aux caducifoliées pour coiffer le niveau sylvatique. C'est le faciès le plus alticole et le plus froid, il occupe l'étage montagnard méditerranéen moyen variante subhumide moyen à supérieur, dans un domaine océanique alticole à forte océanité.

Par rapport aux autres vallées atlasiques, dans le bassin d'Ahansal on a l'individualisation de quelques chênaies typiques à cette partie de l'Atlas. C'est le cas des chênaies à *Buxus balearica* et à *Buxus sempervirens*, les chênaies à *Balansaea glaberrina* restent les plus étendues rapprochant ces chênaies à celles du Moyen Atlas. Malgré la dominance du substrat calcaire on ne trouve pas de chênaies à *Salvia aucheri*, type rencontré à l'ouest du bassin dans l'Atlas de Demnate (El ALAOUI, 1989) ou même dans l'Atlas de Marrakech (ALIFRIQUI, 1986; OUHAMMOU, 1986). Cependant la comparaison détaillée des groupements de chênaies des différentes vallées dépasse un peu le cadre de ce travail.

Si l'on se place dans le cadre phytosociologique, les chênaies les plus humides (subhumide-humide) appartiennent à l'ordre des *Quercetalia ilicis*, à l'alliance *Balanseo-Quercion.*

Source : MNHN

Les types 5, 6 et 7 sont placés dans le *Balansaeo- glaberrimae- Quercetum rotundifoliae* (BARBERO *et al.*, 1981). Le type 4 est placé dans l'Arbuto unedo - *Quercetum rotundifoliae* (ACHHAL, 1986). Le type 1 le plus xérophile possède des caractères intermédiaires entre *Pistacio Rhamnetalia* et *Quercetalia ilicis*. La chênaie sèche de type 2 appartiendrait à l'alliance *Juniperion oxycedri- Rhamnion atlanticae* (QUÉZEL & BARBERO, 1987). Les chênaies alticoles de type 3, 8, 9, 10 et 11 peuvent se ranger dans l'ordre des *Junipero - Quercetalia* (QUÉZEL & BARBERO, 1981).

Formations à Juniperus oxycedrus

Ces formations sont peu représentées et bien localisées, généralement sur des calcaires ou gréso-calcaires sous forme de taillis, sur des pentes relativement fortes en ambiance semi-aride à subhumide froid à très froid. Localement ces peuplements constituent la limite forestière supérieure remplaçant ainsi le chêne-vert dans les zones froides et le genévrier thurifère dans les ambiances assez humides. Ailleurs, le genévrier oxycèdre participe à l'organisation de structures forestières, préforestières et présteppiques des divers bassins. Cinq groupements ont été inventoriés, ils s'étagent du mésoméditerranéen au montagnard méditerranéen, en bioclimat semi-aride et subhumide inférieur frais à froid.

1 - Oxycédraie à *Thymus satureioides, Genista scorpius, Bupleurum spinosum, Dactylis glomerata, Melica cupani, Ononis atlantica, Ormenis scariosa, Rosmarinus officinalis et Jasione humilis*. Ce groupement s'individualise le long de l'Aqqa- n - Illissi dans la partie amont de la vallée. Il se développe sur des croupes gréso-marneuses orientées est et est-sud-est entre 1900 et 200 m. Cette zone est soumise à une faible océanité et une légère inversion thermique. Il s'agit d'un faciès clair où l'oxycèdre remplace le chêne-vert en raison de l'aridité climatique générale. Ce groupement est placé dans l'étage mésoméditerranéen supérieur variante semi-aride supérieur, dans un domaine semi-interne de moyenne altitude à degré d'océanité atténué.

2 - Oxycédraie à *Genista scorpius, Ononis atlantica, Ormenis scariosa, Globularia nainii, Teucrium fruticans, Chamaerops humilis, Euphorbia nicaensis, Euphorbia resinifera et Rhamnus lycioides.* Ce groupement assure le relais vers le sud-est de la junipéraie type 7, pour monter jusqu'à 2200 m sur les falaises de Talmest. Il s'agit d'un faciès très clair à pieds d'oxycèdre assez âgés formant la limite forestière supérieure. Sur ces falaises abritées, se manifeste un léger effet de foehn. Ce groupement xérophile occupe l'étage méditerranéen supérieur moyen variante semi-aride moyen à supérieur, dans un domaine semi-interne alticole à faible océanité.

3 - Oxycédraie à *Alyssum spinosum, Genista pseudopilosa, Euphorbia nicaensis, Crataegus laciniata, Prunus prostrata, Helianthemum croceum, Scorzonera pygmaea, Catananche caerulea, Acer monspessulanum et Juniperus thurifera*. Ce groupement relaie la chênaie à frêne dimorphe du côté nord et nord-ouest, il occupe un niveau fin entre 2200 et 2300 m. C'est une oxycédraie très localisée à densité élevée. Elle caractérise une zone à océanité et enneigement important, ce qui élimine respectivement le thurifère et le chêne-vert. Ce faciès occupe l'étage montagnard méditerranéen inférieur à moyen variante subhumide moyen, dans un domaine océanique alticole à degré d'océanité très accentué.

4 - Oxycédraie à *Rhamnus alpina, Ribes uva crispa, Ormenis scariosa, Alyssum spinosum, Globularia nainii, Arenaria pungens, Bupleurum atlanticum, Thymus algeriensis, Stipa nitens, Genista pseudopilosa et Genista scorpius.* Ce groupement relaie la pinède type 9 du côté sud-est, tout en gardant le même niveau altitudinal. C'est le faciès le plus développé et le plus dense. Malgré l'importance de son altitude cette zone est encore soumise aux effets desséchants des petites vallées avoisinantes. Ce faciès constitue la limite forestière supérieure dans une zone relativement sèche pour le chêne-vert. Ce groupement occupe l'étage montagnard méditerranéen inférieur variante semi-aride supérieur, dans un domaine semi-interne alticole à faible océanité.

5 - Oxycédraie à *Prunus prostrata, Berberis hispanica, Cytisus purgans, Alyssum spinosum, Erinacea anthyllis, Euphorbia megalatlantica et Buxus sempervirens.* Ce groupement occupe les expositions sud et sud-ouest de la partie amont du bassin d'Ahansal, il s'oppose à la thuriféraie type 8. Il s'agit d'un faciès très clair, développé entre 2500 et 2600 m. sur un substrat gréso-marneux. Ce groupement froid et alticole constitue la limite forestière supérieure dans une zone fortement influencée par les courants de secteur sud-ouest. À partir de ce faciès on passe progressivement vers les caducifoliées. Ce faciès est placé dans l'étage montagnard méditerranéen supérieur à oroméditerranéen inférieur variante subhumide inférieur à moyen, dans un domaine océanique alticole à forte océanité.

Le comportement du genévrier oxycèdre dans le bassin d'Ahansal, est assez voisin de celui qu'il a dans les autres vallées atlasiques. De point de vue floristique, malgré la présence des affleurements siliceux; on note l'absence de certaines oxycédraies comme celles à *Cistus laurifolius*, à *Genista florida*, à *Retama dasycarpa* ou à *Adenocarpus anagyrifolius*; rencontrées dans le Haut Atlas siliceux.

Formations à *Juniperus thurifera*

Ces formations caractérisent les hautes altitudes. Elles couvrent les plateaux du Koucer et le fond de Zaouiat Ahansal, formant des "forêts" claires, généralement sur des calcaires massifs. Le bioclimat est de type semi-aride à subhumide froid à très froid dans un domaine semi-interne

Source : MNHN

d'altitude. On note l'absence du thurifère dans la partie aval du bassin, où dominent des domaines océaniques alticoles. On distingue huit groupements diversifiés floristiquement et écologiquement avec une grande affinité avec les thuriféraies du Moyen Atlas. Cependant les groupements à *Buxus sempervirens, Lonicera arborea* et *Taxus baccata* restent parmi les plus caractéristiques de cette unité atlasique. Ces groupements occupent principalement l'étage montagnard méditerranéen et la partie inférieure de l'oroméditerranéen. On peut retenir les principales thuriféraies déterminées par le plan (2-3) au cours de la deuxième analyse.

** **Thuriféraies de versants**

1- Thuriféraie à *Quercus rotundifolia - Juniperus oxycedrus, Rhamnus lycioides, Bupleurum atlanticum, Alyssum spinosum, Ormenis scariosa et Helianthemum croceum.* Ce groupement s'individualise au fond du bassin d'Ahansal, il s'oppose à la chênaie continentale type 3. Il se développe sur des calcaires à affleurement basaltique, dans une tranche altitudinale comprise entre 2 100 et 2 250 m. C'est un faciès où le chêne-vert arbustif est assez abondant. Cette thuriféraie préstéppique est placée dans l'étage montagnard méditerranéen inférieur variante semi-aride supérieur, dans un domaine semi-interne alticole à faible océanité.

2 - Thuriféraie à *Genista scorpius, Ormenis scariosa, Bupleurum atlanticum, Erinacea anthyllis, Bupleurum spinosum, Cytisus purgans et Ononis atlantic*a. Ce groupement s'oppose à la partie basse de l'oxycédraie type 5, il s'individualise sur des calcaires tendres. Il est plus dominant en exposition nord-est entre 2 100 et 2400 m. C'est le faciès le plus étendu où beaucoup d'arbres sont squelettiques suites aux différentes actions anthropiques. Ce groupement présteppique situé dans une zone relativement sèche, est placé dans l'étage montagnard méditerranéen inférieur variante semi-aride supérieur, dans un domaine semi-interne alticole à très faible océanité.

3 - Thuriféraie à *Berberis hispanica, Ribes uva crispa, Acer monspessulanum, Crataegus laciniata, Cytisus purgans, Bupleurum spinosum, Vella integrifolia, Scorzonera pygmaea, Catananche coerule*a, et *Koeleria vallesiana*. Ce groupement constitue le passage latéral vers le nord, nord-ouest et ouest-nord-ouest de l'oxycédraie type 5 entre 2 450 et 2 550 m. Il s'agit d'une formation claire limite caractérisant une zone à forte océanité et un enneigement important. Dans ce faciès on note une richesse en caducifoliées qui deviennent dominant en haut et dans les zones de fonte de neige. Ce groupement occupe l'étage montagnard méditerranéen supérieur à oroméditerranéen inférieur variante subhumide inférieur à moyen, dans un domaine océanique alticole.

** **Thuriféraies de plateaux**

4 - Thuriféraie à *Artemisia negrei, Artemisia mesatlantica, Astragalus boissieri, Thymus algeriensis et Thymelea virgata*. Ce groupement s'individualise au niveau des hauts plateaux de Koucer dominant les falaises de la partie moyenne de la vallée. Il s'installe sur des expositions sud et sud-ouest à l'abri des courants humides, il occupe des calcaires massifs à intercalation argileuse, entre 2 200 et 2 300 m. Dans ce faciès dense la strate arborescente est abondante, certains troncs peuvent atteindre une circonférence de 4,5 m. Ce groupement occupe l'étage montagnard méditerranéen inférieur à moyen variante semi-aride supérieur à subhumide inférieur, dans un domaine semi-interne alticole à degré d'océanité atténué.

5 - Thuriféraie à *Genista pseudopilosa, Alyssum spinosum, Euphorbia nicaensis, Fraxinus dimorpha, Crataegus laciniata, Thymus algeriensis, Helianthemum croceum et Pterocephalus depressus*. Ce groupement clair assure le relaie du précédent vers l'ouest et le nord-ouest, jusqu'à 2 350 m. À ce niveau l'éclaircissement de la forêt se fait dans le sens des gradients climatiques : forte océanité et enneigement important. Dans les niveaux supérieurs le thurifère est très nain et brûlé par l'action du froid. Ce faciès occupe l'étage montagnard méditerranéen supérieur variante subhumide inférieur, dans un domaine semi-interne alticole à degré océanité accentué.

** **Thuriféraies de gorges**

6 - Thuriféraie à *Buxus sempervirens, Ononis atlantica, Cytisus purgans, Stipa nitens, Alyssum spinosum, Erinacea anthyllis, Thymus pallidus et Berberis hispanica*. Ce groupement s'individualise au fond des gorges de Taghia dans la partie amont de la vallée. Il s'installe sur des calcaires massifs en exposition ouest-sud-ouest entre 2 300 et 2 400 m. Ce faciès caractérise une zone soumise aux influences du sud-ouest et où l'enneigement peut persister deux à trois mois. À ce niveau la strate arborescente est faible alors que le buis est très abondant pouvant former au dessus un niveau supra-forestier. Ce groupement est placé dans l'étage montagnard méditerranéen supérieur variante subhumide inférieur à moyen, dans un domaine semi-interne alticole à forte océanité.

7 - Thuriféraie à *Buxus sempervirens, Ribes- uva-crispa, Cytisus purgans, Lonicera arborea, Festuca mairei, Alyssum spinosum, Thymus algeriensis et Taxus baccata*. Ce groupement typique à la vallée d'Ahansal, s'individualise en aval du précédent. Il est mieux développé sur des éboulis situés à la base de falaises rocheuses orientées au nord. Il occupe une tranche altitudinale assez large entre 2 200 et 2 600 m. C'est un faciès arbustif dense avec des nappes importantes à buis. Dans ces gorges règnent des conditions microclimatiques spéciales (accumulation d'air humide froid, inversion thermique). Ce faciès humide et froid occupe l'étage montagnard méditerranéen supérieur à oroméditerranéen inférieur variante subhumide moyen à supérieur.

Source : MNHN

** **Thuriféraie de falaises** :

8 - Thuriféraie à *Juniperus phoenicea, Ephedra major, Cotoneaster nummularia, Globularia nainii, Stipa nitens, Nepeta atlantica et Ormenis scariosa*. Ce groupement caractérise une partie des falaises calcaires de Maskou dominant la partie moyenne de la vallée. Il s'individualise au-dessus de la pinède type 9 dans une tranche altitudinale comprise entre 2250 et 2350 m, en exposition sud et sud-ouest. Dans ce faciès ripicole le thurifère est assez nain certainement sous l'effet des crêtes ventées. Ce groupement est placé dans l'étage montagnard méditerranéen inférieur variante semi-aride supérieur, dans un domaine semi-interne alticole à degré d'océanité atténué.

Dans l'ensemble du bassin versant d'Ahansal le comportement général du genévrier thurifère ne diffère pas de celui observé dans les autres vallées atlasiques. Cependant la densité des peuplements reste relativement faible par rapport aux peuplements du Haut Atlas de Marrakech (GAUQUELIN, 1989). Dans leur majorité ces thuriféraies subissent un éclaircissement progressif en liaison en premier lieu avec des facteurs écologiques limitant : froid et enneigement vers le haut, sécheresse vers le bas, excès de nébulosité dans les zones océaniques.

Il est constaté que l'état actuel de ces thuriféraies est dramatique. Devant l'action combinée des facteurs climatiques, anthropiques, l'absence de la régénération; cette essence forestière est gravement menacée de disparaître.

Dans le cadre phytosociologique la majeure partie des groupements définis peuvent se rattacher à l'ordre des *Junipero-Quercetalia* et à l'alliance *Junipero thuriferae-Quercion* rotundifoliae (QUÉZEL & BARBERO, 1981).

Ainsi les groupements 1, 4 et 5 se rattachent au *juni-pero thuriferae-Qurcetum rotundifoliae (Ormenido scario-sae-Quercetum rotundifoliae* (QUÉZEL & BARBERO, 1981), les groupements 6 et 7 se rattachent au *Buxo sempervirentis-Juniperetum thuriferae* (QUÉZEL, 1957). Le groupement 3 est plus affine au *Berberido hispanicae-Fraxinetosum dimorphae* (QUÉZEL & BARBERO, 1981). Le groupement 8 possède des caractères intermédiaires entre l'*Ephedro-Juniperetalia* et le *Junipero-Quercetalia.* Le groupement 2 se rattache d'avantage à l'alliance *Ormenion scariosae* et à l'association *Genisto-Bupleuretum*, sous association *typicum :* faciès à *Juniperus thurifera.*

Cette classification n'est qu'approximative, l'étude phytosociologique dépasse le cadre de ce travail.

Formations à Caducifoliées

Ces formations claires, constituent localement des niveaux supraforestiers dans des conditions mésoclimatiques particulières (excès d'humidité et du froid); leur déterminisme est édapho-climatique. Les caducifoliées peuvent en effet résister à tout moment à tout stress écologique grâce à la caducité du feuillage. Dans cet ensemble (G) on peut voir s'individualiser sur le terrain un groupement à *Buxus sempervirens,* mais dont le cortège floristique est fortement mélangé aux caducifoliées, ce qui explique bien ce regroupement lors de la première analyse globale. Ces formations sont représentées principalement par *Crataegus laciniata, Berberis hispanica* et localement *Fraxinus dimorpha.* Elles occupent l'étage montagnard méditerranéen et l'oroméditerranéen inférieur à moyen, en bioclimat subhumide à humide froid.

Formations à Xérophytes épineuses

Elles caractérisent le climat méditerranéen de haute montagne, en bioclimat semi-aride à subhumide froid à très froid. Leur répartition est régie par des gradients climatiques et topogranulométriques (GAUQUELIN, 1988). Localement on passe aux pelouses d'altitude. Ces milieux subissent un surpâturage spectaculaire, beaucoup de zones ont été érodées à la suite de l'arrachage anarchique des xérophytes épineux en coussinet.

ÉTAT ACTUEL DES FORMATIONS VÉGÉTALES

Les variations physionomiques du couvert végétal dans le bassin versant d'Ahansal résultent de phénomènes naturels essentiellement climatiques. Cependant et sous l'action de pratiques anthropiques diverses (coupes forestières répétées, délit forestier, défrichement, surpâturage...); ces écosystèmes se trouvent affectés au niveau de leur productivité et de leur fonctionnement (QUÉZEL, 1976) et restent maintenus à des stades de dégradation. Ce phénomène n'est pas propre au Haut Atlas, mais est répandu en région méditerranéenne (BARBERO *et al.*, 1984). La dégradation débute par l'abattage des arbres et la destruction de la couverture arborée des versants et se propage à l'échelle des bassins versants voisins (ALIFRIQUI, 1993). Les conséquences de cette dégradation peuvent se résumer et se généraliser aux points suivants :

Modification de la structure générale des peuplements avec une ouverture importante du milieu, on passe d'un paysage forestier climacique à des matorrals bas. (c'est le cas le plus fréquent dans l'ensemble du bassin versant d'Ahansal, cas des chênaies, thuriféraies et certaines pinèdes).- Localement dans certains secteurs cette ouverture du milieu s'accompagne par un éclatement du paysage lequel responsable d'une hétérogénéité de la végétation (cas des zones de mélanges chêne-vert, oxycèdre et après coupe forestière, dominance de l'oxycèdre).- Perte considérable en espèces végétales arborescentes et arbustives.- Risque croissant d'incendies forestiers par la prolifération des ligneux bas (cistes, lavandes : cas des pinèdes).- Réduction et recul des limites infra et surpraforestières (cas de la surexploitation des junipéraies basses, chênaies et thuriféraies alticoles).- Erosion intense qui se manifeste dans la partie aval par un envasement important du Barrage Bin El Windane.

Source : MNHN

CONCLUSIONS

Les écosystèmes forestiers du bassin versant d'Ahansal présentent une diversité floristique et écologique très importante. Dans cette étude, huit formations distinctes ont été identifiées, elles comprennent 52 groupements différenciés par des variables écologiques, géomorphologiques et également par des pratiques anthrozoogènes. Certains groupements sont typiques et originaux à cette unité atlasique. Cependant la dégradation de ces écosystèmes, la faible densité et la rareté de cortèges floristiques et faunistiques, l'absence de régénération, l'altération des caractéristiques architecturales des arbres ; conduisent à un dysfonctionnement incontestable et irréversible, vu la vulnérabilité et la faible résilience de ces milieux. Cette situation conduit irrémédiablement à la détérioration profonde de la qualité écologique et de la biodiversité des milieux et ne leur permet pas par la suite d'assurer pleinement leur rôle écologique et socio-économique. Ainsi ces écosystèmes atlasiques qui forment la base fondatrice de la richesse de la biodiversité naturelle marocaine doivent être protégés surtout dans une chaîne aussi sensible que le Haut Atlas.

BIBLIOGRAPHIE

ALIFRIQUI, M., 1986.– *Contribution à l'étude du milieu et de la végétation dans le Haut Atlas occidental d'Amizmiz.* Thèse de 3e cycle, Université Cadi Ayyad-Marrakech : 304 p.

ALIFRIQUI, M., 1993.– La dégradation du couvert végétal dans le Haut Atlas de Marrakech : Causes et conséquences. Actes du colloque, Montagnes et Hauts-Pays de l'Afrique (2) : Utilisation et conservation des ressources, Université Mohamed V. *Faculté des lettres et des Sciences Humaines-Rabat,* 29 : 319-329.

BADRI, W., 1990.– *Cycle hydrologique et Biogéochimique et influence du couvert sur la strate herbacée dans un peuplement à Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera *L. du Haut Atlas de Marrakech (Maroc).* Thèse de 3e cycle, Université Cadi Ayyad-Marrakech : 163 p + 3 annexes.

BARBERO, M., QUEZEL, P. & LOISEL, R., 1990.– Les apports de la phytoécologie dans l'interprétation des changements et perturbations induits par l'homme sur les écosystèmes forestiers méditerranéen. *Forêt méditerranéenne.* 12, 3 : 194-224.

BARBERO, M., LOISEL, R. & QUEZEL, P., 1984.– Rôle des facteurs anthropiques dans le maintien des forêts et de leurs stades de dégradation en région méditerranéenne. *C.R.Soc. Biogéogr,* 59 (4) : 475-488.

BARBERO, M., QUEZEL, P. & RIVAS-MARTINEZ, S., 1981.– Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. Phytocoenol. 9 (3) : 311-412.

BELGHAZI, B., 1983.– *Contribution à l'étude de l'écologie et de la productivité du Pin d'Alep (Pinus halepensis Mill.) dans le versant nord du Haut Atlas (Forêt de Tamga).* Thèse de 3e cycle, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II-Rabat.

BENABID, A. & FENANE, M., 1994.– Connaissances sur la végétation du Maroc : Phytogéographie, phytosociologie et séries de végétations. *Lazoroa,* 14 : 21-97.

BONIN, G. & TATONI, T., 1990.– Réflexions sur l'apport de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude des communautés végétales et de leur environnement. *Ecologia Mediterranea.* 21 (1/2) : 19-39.

EL ALAOUI, My D., 1989.– *Étagement de la végétation et gradients climatiques dans le système atlasique marocain : le bassin versant de l'oued Tessaout (Haut Atlas Central, Maroc).* Thèse de 3e cycle, Université Cadi Ayyad-Marrakech : 386 p.

EL ALAOUI, My D., 1992.– Étagement de la végétation et gradients climatiques dans le système atlasique marocain : le bassin versant de l'oued Tessaout (Haut Atlas Central, Maroc). *Études vauclusiennes,* Avignon (4) : 23-26.

EL ALAOUI, My D., 1994.– *Biodiversité forestière dans le Haut Atlas Central calcaire : Bassin versant de l'Ahansal, Maroc. Arbre et développement.* Actes des deuxièmes journées de l'arbre, Marrakech. 20-21 Avril : 18-20.

GAUQUELIN, T., 1988.– *Dynamique de la végétation et des formations superficielles dans les montagnes du bassin occidental de la Méditerranée : étude des formations à Genévrier thurifère et à xérophytes épineuses en coussinet des Atlas Marocains.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université Paul Sabatier, Toulouse : Tome I : 148p., Tome II : tableaux et figures.

GAUQUELIN, T., 1989.– Les peuplements d'Altitude à Genévrier thurifère des Atlas marocains : structure et dynamique. *Acta. biol. mont,* 9 : 209-216.

GAUQUELIN, T. & DAGNAC, J., 1988.– Caractéristiques édaphiques des groupements à Genévrier thurifère des Atlas marocains : étude des niveaux superficiels des sols sous couvert et hors couvert. *Ecologia Mediterranea,* 14 : 43-56.

HALOUI, B., 1986.– *Contribution à l'étude du milieu et de la végétation du bassin versant de l'Oued Rheghaya (Haut Atlas de Marrakech).* Thèse de 3e cycle, Université Cadi Ayyad-Marrakech : 123 p.

LECOMPTE, M., 1984.– *Relation climat-végétation dans le Moyen Atlas marocain (essaie de bioclimatologie).* Thèse ès Sciences. U.S.T.L. Montpellier.

LE HOUEROU, HAN., 1989.– Classification écoclimatique des zones arides (s. l) de l'Afrique du Nord. *Ecologia Méditerranea,* 15 : 95-147.

MICHALET, R., 1991.– Nouvelle synthèse bioclimatique des milieux méditerranéens ; application au Maroc septentrional. *Rev. Ecol. Apline,* 1 : 60-80.

OUHAMMOU, A., 1986.– *Recherches sur l'étagement de la végétation dans le bassin versant de l'Ourika (Haut Atlas Central, Maroc).* Thèse de 3e cycle, Université Cadi Ayyad-Marrakech : 181 p.

PEYRE, C., 1979.– Recherche sur l'étagement de la végétation dans le massif de Bou iblane (Moyen Atlas Oriental). Thèse de 3e cycle, Université Aix Marseille III : 146p.

PEYRE, C., 1983.– Etagement de la végétation et gradients climatiques dans le système atlasique marocain : le bassin de l'oued Rdat et le versant sud de l'Atlas au méridien du Tizin Tichka. *Bull. Fac. Sci., Marrakech,* 2 : 87- 139.

QUEZEL, P., 1957.– *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord.* Encyl. Biol. et Ecol., P. Lechevalier, Paris : 1-463.

QUEZEL, P., 1976.– *Les forêts du pourtour méditerranéen : écologie, conservation et aménagement.* Unesco, note tech. du MAB, 2 : 9-33.

QUEZEL, P., 1991.– Structure de végétation et flore en Afrique du Nord : leurs incidences sur les problèmes de conservation. Proceedings, *Conservation des ressources végétales,* M. REJDALI & V.H. HEYWOOD. Actes éditions : 19 -33.

QUEZEL, P., 1995.– La flore du bassin méditerranéen : origine, mise en place, endémisme. *Ecologia Méditerranea,* 21 : 19 -39.

QUEZEL, P., BARBERO, M. & BENABID, A., 1987.– Contribution à l'étude des groupements forestiers et pré-forestiers du Haut Atlas Oriental (Maroc). *Ecologia Mediterranea,* 13 : 107-117.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 177-180

CYCLE BIOGÉOCHIMIQUE ET HÉTÉROGÉNÉITÉ ÉDAPHIQUE DES GROUPEMENTS FORESTIERS PRÉ-STEPPIQUES À GENÉVRIER THURIFÈRE DU HAUT ATLAS DE MARRAKECH (MAROC)*

Thierry GAUQUELIN[1], Valérie BERTAUDIERE[1], Nicolas MONTES[1] & Wadii BADRI[2]

[1]Laboratoire d'Écologie Terrestre (UMR 5552), Université Paul Sabatier,
39 allées Jules Guesde, F-31062 Toulouse Cedex 4, France.
(Christiane.Tertre@cict.fr)
[2]Département de Biologie, Faculté des Sciences Ben M'sik, BP 7955 Casablanca, Maroc.

SUMMARY
(original scientific paper)

BIOGEOCHIMICAL CYCLE AND SOIL HETEROGENEITY IN STANDS OF THURIFEROUS JUNIPER IN THE ATLAS MOUNTAINS (MOROCCO).
*Some of thuriferous juniper (*Juniperus thurifera *L.) stands of Atlas mountains correspond to pre-steppic formations where Juniper trees grow in low-density open woodland, with a steppic shrub strata between the trees. Relationships between pedological features and biogeochemical cycle, are studied. Canopy influence and functional heterogeneity of these ecosystems are pointed out. However, the microedaphism existing under the trees is dependent on Juniper vitality, and the thuriferous juniper stands are heavely degraded as a result of intensive wood removal and livestock activity.*

KEY WORDS: *Juniperus* - Atlas mountain - Morocco - Biogeochemical cycle - Edaphism - Canopy - Pre-steppic forests.

RÉSUMÉ
(travail original)

*Le Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera *L.) se présente dans les Atlas marocains, à la limite supérieure forestière, sous la forme de formations arborées lâches dont la sous-strate est souvent dominée par des xérophytes épineuses en coussinet. Certains éléments du cycle biogéochimique de cet arbre mis en relation avec le changement des caractéristiques édaphiques depuis le tronc de l'arbre jusqu'à une zone à découvert sont étudiés ici. Ils montrent que l'hétérogénéité structurale de cette formation arborée pré-steppique se double aussi d'une hétérogénéité fonctionnelle, le couvert du Genévrier modifiant localement les conditions pédologiques. Le microédaphisme strictement localisé au couvert des arbres, est cependant fortement lié à l'état des peuplements et remis en cause par la dégradation impressionnante que les arbres subissent.*

MOTS CLÉS : *Juniperus* - Montagne de l'Atlas - Maroc - Cycle biogéochimique - Édaphisme - Canopée - Forêts pré-steppiques.

INTRODUCTION

Le Genévrier thurifère joue, dans les Atlas marocains, où il constitue souvent la limite supérieure forestière (EMBERGER, 1939 ; ALIFRIQUI, 1986 ; HALOUI, 1986 ; OUHAMMOU, 1986), un rôle écologique (biodiversité, stabilité des versants) et économique (utilisation comme bois de chauffage, de construction et comme fourrage pour les troupeaux) majeur (GAUQUELIN, 1989 ; FROMARD & GAUQUELIN, 1993). Il est cependant l'objet d'une dégradation intense (BENABID, 1987) et certains estiment (BARBERO *et al.*, 1990) que la surface potentielle des peuplements s'est réduite de près de 90 %.

La carte synthétique de la végétation dressée par Ouhmidou (1994) montre qu'il subsiste, par exemple, cependant encore, plus de 11 000 ha de peuplements pour la seule partie du Haut Atlas Occidental située entre le bassin de l'Ourika et la vallée de l'Assif Al Mal. L'absence quasi-

* Manuscrit reçu le 11 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 24 novembre 1997.

Source : MNHN

totale de régénération préjuge mal de l'avenir de ces peuplements, parmi les seuls pourtant à être adaptés aux conditions climatiques particulièrement rigoureuses de la haute montagne méditerranéenne.

Les thuriferaies se présentent généralement comme des formations arborées lâches dont la sous-strate est souvent dominée par des xérophytes épineusx en coussinet (telles *Bupleurum spinosum*, *Ptilotrichum spinosum* ou *Cytisus balansae*) qui forment une steppe pulvinée entre les arbres plus ou moins épars.

Ces formations pré-steppiques ou pré-forestières (BARBERO & QUEZEL, 1981) constituent, bien que fortement dégradées et d'un recouvrement somme toutes modeste (au plus 200 arbres/ha), une réserve ligneuse importante. Celle-ci varie de 70 à 255 t/ha pour différentes populations étudiées dans le Haut Atlas occidental (BADRI *et al.*, sous presse). Ceci souligne les potentialités ligneuses de cet arbre malgré l'important pâturage qu'il subit, mis en évidence par le faible pourcentage (moins de 6 %; BADRI *et al.*, 1994a) représenté par les rameaux verts dans la phytomasse.

Dans ce type de mosaïque pré-steppique et dans ces conditions de dégradation, on peut se demander comment, en modifiant, par exemple, très localement les conditions pédologiques et microclimatiques, le genévrier imprime sa marque au milieu.

Ce rôle de l'arbre peut être évoqué au travers des résultats obtenus sur plusieurs années au niveau d'une thurifèraie située à 2400 m d'altitude dans le Massif de l'Oukaimeden (Haut Atlas occidental) et concernant les relations entre certains aspects du cycle biogéochimique (retour des nutriments majeurs par la pluie, les pluviolessivats et la litière) et certaines caractéristiques pédologiques mesurées le long d'un transect allant du pied d'un Genévrier à la zone à découvert.

MÉTHODOLOGIE

La thuriféraie étudiée se situe sur le versant sud-ouest du Jbel Tizrag (31°13'N, 7°53'W, massif de l'Oukaimeden, Haut Atlas occidental) entre 2200 m et 2600 m d'altitude.

La moyenne des précipitations annuelles est de 536 mm et la température moyenne annuelle est de 8,3 °C (BADRI *et al.*, 1994b). La saison sèche ($P < 2\ T$) est de l'ordre de 4 mois (juin à septembre); Le quotient pluviothermique d'Emberger ($Q_2 = 74{,}4$) montre que cette station se situe dans l'étage bioclimatique sub-humide à hiver froid.

Le sol profond, limoneux argileux à limoneux-sableux se développe sur des grès rouges du Permo-Trias.

Le cycle biogéochimique a été étudié, entre 1986 et 1989, au niveau d'une parcelle mise en défens à 2450 m au centre de cette thuriféraie (GAUQUELIN *et al.*, 1992).

Concernant les caractéristiques pédologiques, des prélèvements de sol systématiquement espacés de 50 cm ont été effectués dans les niveaux 0-5 cm et 5-10 cm de profondeur, à partir de la base du tronc d'un arbre, choisi dans la parcelle, jusqu'à la zone hors couvert.

Le dosage du carbone organique du sol relève de la méthode Anne (modifiée O.R.S.T.O.M) et celui de l'azote total de la méthode Kjeldahl (AUBERT, 1970). L'acidité (pH eau) est mesurée par voie électrométrique. La garniture cationique est évaluée par extraction des cations au NaCl N et dosage par absorption atomique. Une saturation au $CaCl_2$, un lavage à l'alcool, une nouvelle percolation à NaCl N et un dosage du Ca^{++} dans le percolat permettent de déterminer la capacité d'échange cationique.

Un transect analogue, donnant des résultats similaires, a été réalisé dans une autre thurifèraie du Haut Atlas (Vallée de l'Azzaden) (GAUQUELIN, 1988).

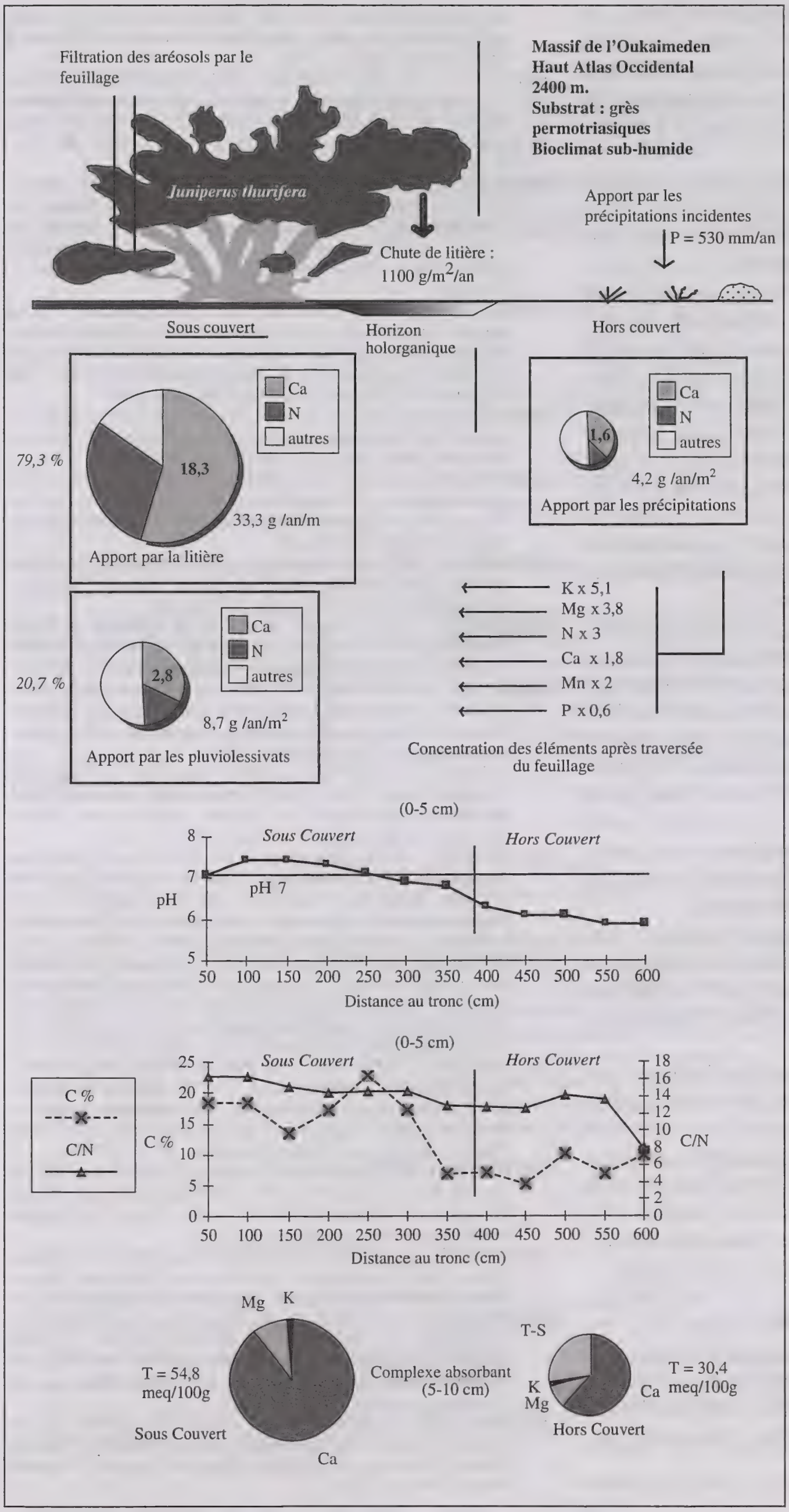
RÉSULTATS

Il faut tout d'abord noter l'importance de la chute de litière moyenne annuelle : 1100 g/m²/an. Cette litière va participer à l'élaboration, sous le couvert, d'un horizon humifère épais cantonné au secteur protégé par la couronne des arbres (GAUQUELIN & DAGNAC, 1988). Dans les horizons superficiels du sol sous couvert, la matière organique, dont l'évolution de part et d'autre de la couronne de l'arbre est illustrée au niveau de la figure 1, est ainsi beaucoup plus abondante (entre 15 % et 25 % de carbone organique) qu'hors couvert des arbres, où la teneur en carbone organique, essentiellement d'origine racinaire, reste inférieure à 5 %. Ce n'est alors que sous le couvert des touffes de xérophytes épineuses en coussinet que l'on peut retrouver des teneurs en carbone organique relativement importantes (GAUQUELIN, 1989)

Cette litière est à l'origine, sous couvert, d'un apport au sol en cations majeurs de l'ordre de 33,3 g/m² de couvert/an (soit 333 kg/ha) pour les macroéléments. Le calcium, particulièrement concentré dans les rameaux, participe à plus de la moitié à cette restitution (GAUQUELIN *et al.*, 1992). L'apport de nutriments par les pluviolessivats, bien qu'en proportion plus faible mais directement absorbable par les racines, est aussi très élevé, de l'ordre de 8,7 g/m² de couvert/an, et correspond à 20 % des apports totaux au sol sous couvert. En dehors du couvert des arbres, les apports par les pluies sont nettement plus faibles, bien que les concentrations de Ca, K et Na des eaux de pluie soient cependant plus fortes que celles généralement observées dans différentes régions d'Europe (GAUQUELIN *et al.*, 1992)

L'évolution de part et d'autre de la couronne de l'arbre des valeurs du pH dans l'horizon superficiel ou encore des valeurs caractéristiques du complexe absorbant mesurées dans le niveau 5-10 cm du sol sous et hors couvert (FIG. 1) sont à mettre en relation avec l'importance des éléments minéraux restitués via la litière et les pluviolessivats. Ainsi, le pH sous couvert des arbres est généralement supérieur à 7 dans les horizons supérieurs du sol. Seul le secteur situé à la

Source : MNHN



périphérie de la couronne montre une baisse du pH, faisant transition avec les valeurs, de l'ordre de 6, mesurées hors de la zone d'influence de l'arbre. Le calcium, ainsi que les autres bases échangeables semblent bien mobilisées dans les niveaux humifères du sol au vu des valeurs du complexe absorbant, saturé sous couvert et plus faible et insaturé en dehors.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La production annuelle de litière est ici forte, du même ordre que celles de certaines autres formations méditerranéennes ou medio-européennes (par exemple, AUSSENAC *et al.*, 1972; SELMI, 1985).

Cette litière est à l'origine d'importants apports au sol en éléments minéraux qui constituent un recyclage d'éléments puisés sous la couronne même des arbres mais aussi hors du couvert du fait de l'extension du système racinaire. Il se produit donc dans ces milieux ouverts un phénomène de concentration des éléments minéraux sous le couvert des Genévriers qui exploitent l'ensemble des potentialités nutritives du milieu. Le cycle biogéochimique, malgré les conditions difficiles de la haute montagne méditerranéenne (sécheresse estivale, froids hivernaux), est ainsi très actif.

Les forts apports enregistrées via la pluie et les pluviolessivats sont liés au fait que les éléments présents dans les précipitations, déjà en concentration importante, sont fortement augmentés des dépôts de poussières et d'aérosols dont le piégeage est particulièrement efficace au niveau des arbres isolés - puis lavage des dépôts

FIG. 1.– Fonctionnement du cycle biogéochimique et caractéristiques physico-chimiques des horizons superficiels du sol sous et hors couvert des Genévriers thurifères (Haut Atlas, Maroc).

Mineral balances and soil microstructure under thuriferous juniper (Atlas mountains, Morocco).

Source : MNHN

secs. Si les apports via la litière constituent en partie, car certains éléments sont extraits de la réserve minérale externe aux couronnes (cf. *supra*), un recyclage d'éléments puisés dans le sol, les apports en cations majeurs par ces pluviolessivats correspondent, au moins en partie, à un gain net pour l'écosystème.

Tous ces apports sont à l'origine de l'existence, sous le couvert des thurifères, d'un microédaphisme particulier caractérisé par la présence d'un horizon holorganique relativement indépendant du matériau parental. Les caractéristiques pédologiques sous couvert, notamment le pH toujours basique, observées sur ce site, se retrouvent ainsi très généralement, quelque soit la roche mère, dans l'ensemble des thuriféraies marocaines (GAUQUELIN & DAGNAC, 1988).

L'arbre joue donc ici un rôle fondamental sur la pédogenèse par la litière qu'il produit mais aussi par le piégeage des poussières minérales que son couvert assure. La forte interception de pluie par la couronne des genévriers (44 %), mesurée par ailleurs (GAUQUELIN *et al.*, 1992), limite les phénomènes de lixiviation sous les arbres, ce qui contribue à expliquer la saturation du complexe absorbant dans les horizons supérieurs du sol sous couvert.

On voit ainsi que l'hétérogénéité structurale de la thuriféraie pré-steppique se double d'une hétérogénéité fonctionnelle. Sous couvert de l'arbre, dominent ainsi les processus pédogénétiques caractérisant un milieu forestier alors qu'hors du couvert, les processus morphogénétiques, liés à l'activité périglaciaire importante à ces hautes altitudes, s'expriment préférentiellement (GAUQUELIN, 1989). C'est donc un type de limite supérieure forestière latérale "en mosaïque", entre zones couvertes et découvertes, que l'on observe avant que ne se rencontre plus en altitude la limite supérieure proprement dite au niveau de laquelle les arbres disparaissent.

Cependant, les xérophytes épineuse en coussinet peuplant les zones hors couvert peuvent jouer, à leur échelle, un rôle similaire à celui des arbres en participant à la stabilisation du milieu et en induisant sous leur couvert une certaine pédogenèse.

Les conditions particulières régnant sous les arbres sont cependant fortement liées à l'état des peuplements, et la dégradation impressionnante que les arbres subissent remet en cause ce fonctionnement particulier du système Genévrier thurifère - steppe pulvinée, dans la mesure où le couvert de l'arbre mutilé par le berger et son troupeau n'est plus suffisamment large et dense pour en permettre l'expression.

BIBLIOGRAPHIE

ALIFRIQUI*, M., 1986.– *Contribution à l'étude du milieu et de la végétation dans le Haut Atlas occidental d'Amizmiz (Massif de l'Erdouz- Igdat).* Thèse de Doct. IIIe cycle, Université Cadi Ayyad, Marrakech, 304 p.

AUBERT, G., 1970.– *Méthodes d'analyse des sols.* CRDP Marseille, 171 p.

AUSSENAC, G., BONNEAU, M. & LE TACON, F., 1972.– Restitution des élément minéraux au sol par l'intermédiaire de la litière et des précipitations dans quatre peuplements forestiers de l'Est de le France. *Œcol. Plant.*, 7 : 1-21.

BADRI, W., ZAOUI, E., HAFIDI, M. & GAUQUELIN, T., 1994a.– Biomasse et minéralomasse aérienne d'un peuplement à Genévrier thurifère du Haut Atlas de Marrakech. (2e Journées de l'arbre, Marrakech, avril 1994) *Bull. Fac. Sc. Marrakech*, (Sect. Sci. Vie) : 32-40.

BADRI, W., GAUQUELIN, T., MINET, J. & SAVOIE, J.M., 1994b.– Données météorologiques nouvelles sur la Massif de l'Oukaimeden (2570 m, Haut Atlas de Marrakech, Maroc) : un exemple de climat de haute montagne méditerranéenne. *Publications de l'Association Internationale de Climatologie* 7 : 190-198.

BADRI, W., ZAOUI, E., MONTES, M. & GAUQUELIN, T. (sous presse).– Estimation de la phytomasse et de la minéralomasse aérienne d'une population à Genévrier thurifère du Haut Atlas de Marrakech. Comparaison avec d'autres thurifèraies du Haut Atlas occidental. *Les Dossiers Forestiers*, ONF, sous presse.

BARBERO, M. & QUEZEL, P., 1981.– Contribution à l'étude des formations pré-steppiques à Genévriers du Maroc. *Boletim de Sociedade Broteriana*, LII (2e série) : 1137-1160.

BARBERO, M., QUEZEL, P. & LOISEL, R., 1990.– Les apports de la phytoécologie dans l'interprétation des changements et perturbations induits par l'homme sur les écosystèmes forestiers méditerranéens. *For. méd.* XII : 193-215.

BENABID, A., 1987.– *Les grands écosystèmes terrestres et leur préservation. La grande encyclopédie du Maroc, Flore et Végétation* (sous la direction de M. Fennane), pp 186-190.

EMBERGER, L., 1939.– Aperçu général sur la végétation du Maroc. Commentaire de la carte phytogéographique du Maroc au 500000e. *Veroffentlichungen geobotanischen Institutes Rübel*, 14 : 40-157.

FROMARD, F. & GAUQUELIN, T., 1993.– Thuriferous juniper stands in Morocco : research and conservation for an endangered environment and species. *Unasylva* (International journal of forestry and forest industries) 172, Vol. 44 (1) : 52-58.

GAUQUELIN, T. & DAGNAC, J., 1988.– Caractéristiques édaphiques des groupements à Genévrier thurifère des Atlas marocains : étude des niveaux superficiels des sols sous couvert et hors couvert. *Œcologia mediterranea* XIV (3/4) : 43-56.

GAUQUELIN, T., 1988.– *Dynamique de la végétation et des formations superficielles dans les montagnes du bassin occidental de la méditerranée : Étude des formations à genévrier thurifère et à xérophytes épineuses en coussinets des Atlas marocains,* Thèse de Doct. ès Sciences, Univ. P Sabatier, Toulouse, Tome I : 148 p.

GAUQUELIN, T. & SAVOIE, J.M., 1994.– Évolution de l'humidité du sol en relation avec le couvert arboré dans un écosystème à *Juniperus thurifera* L. du Haut Atlas de Marrakech (Maroc). Actes du Colloque "Ecologie et Biogéographies alpines, La Thuile, septembre 1990. *Revue Valdôtaine Hist. Nat.* suppl ; n° 48 : 209-218.

GAUQUELIN, T., FROMARD, F., BADRI, W. & DAGNAC, J., 1992.– Apport d'éléments minéraux au sol par l'intermèdiaire de la litière, des pluies et des pluviolessivats dans un peuplement à genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) du Haut-Atlas occidental (Maroc). *Annales des Sciences Forestières*, 49 (6) : 599-614.

HALOUI, B., 1986.– *Contribution à l'étude du milieu et de la végétation du bassin versant de l'Oued Rhighaya (Haut Atlas de Marrakech).* Thèse Doctorat IIIe cycle, Univ. Cadi Ayyad, Marrakech, 123 p.

OUHAMMOU, A., 1986.– *Recherches sur l'étagement de la végétation dans le bassin versant de l'Oued Ourika (Haut Atlas, Maroc).* Thèse Doct. IIIe cycle, Université Cadi Ayyad, Marrakech, 181 p.

OUHMIDOU*, R., ALIFRIQUI*, M., HALOUI, B., OUHAMMOU*, A., PEYRE*, C., FROMARD*, F. & GAUQUELIN*, T., 1994.– Synthèse cartographique de la végétation du Haut Atlas occidental (2e Journées de l'arbre, Marrakech, avril 1994), *Bull. Fac. Sc. Marrakech,* (Sect. Sci. Vie) : 21-26.

SELMI, R., 1985.– *Différenciation des sols et fonctionnement des écosystèmes forestiers sur grès numidiens de Kroumirie (Tunisie). Écologie de la suberaie zeenaie.* Thèse de Doctorat, Université Nancy I, France, 229 p.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 181-186

L'ÉTAGEMENT DE LA VÉGÉTATION DANS LE MASSIF DE L'ALBORZ CENTRAL (IRAN) : ESSAI DE COMPARAISON AVEC CELUI DU SYSTÈME ALPIN ET DES MONTAGNES MÉDITERRANÉENNES*

Jean-Claude KLEIN & Alain LACOSTE

URA CNRS 2154, Écologie des Populations et Communautés, Université Paris XI, bâtiment 362, F-91405 Orsay Cedex.
(Jean-Claude.Klein@epc.u-psud.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

THE VEGETATION BELTS IN THE CENTRAL ALBORZ MASSIF (IRAN) AN ATTEMPT OF COMPARISON WITH THOSE OF ALPINE SYSTEM AND OF MEDITERRANEAN MOUNTAINS.

As much by its orographic features as by its original phytogeographic situation, the Alborz range (Iran) represents a particularly well suited pattern to this comparison. Under the temperate and humid influence of the caspian sea, the northern slopes of Alborz show, compared to the classical european model, a basic modification: a subalpine belt, made up of deciduous forests to the detriment of conifer communities. The southern slopes, facing the semi-arid iranian high plateaus, are covered with irano-turanian steppe, juniper communities and thorny xerophyte formations, these compared with their mediterranean equivalents. The belts of vegetation, are comparable with those put forward by Ozenda for mediterranean mountains, after transposition to the irano-turanian ranges: supra-, oro- et alti-iranotouranian belts. This model becomes general towards the East, all along the medio-asiatic ranges (Hindu-Kush, Pamir, up to and including central Tien-shan).

KEY WORDS: Alborz - Iran - Vegetation belt - Irano-turanian - Euro-siberian - Mediterranean ranges - Middle Asia.

RÉSUMÉ
(travail original)

*Tant par ses caractères orographiques que par sa situation phytogéographique originale, l'Alborz représente, dans l'optique de cette comparaison, un modèle particulièrement adapté. Sur le versant nord, sous l'influence tempérée humide de la Caspienne, se maintiennent les représentants forestiers les plus méridionaux de la région euro-sibérienne (*Querco-Fagetea*). Le flanc sud, orienté vers les hauts plateaux semi-arides de l'Iran central, est essentiellement marqué par des pelouses écorchées de nature irano-touranienne. Cette disposition permet de reconnaître, d'une part les analogies (hêtraies et hêtraies-sapinières de l'étage montagnard) et les différences (remplacement dans le subalpin des formations de résineux par des forêts caducifoliées) avec le système alpin, d'autre part les homologies avec les chaînes méditerranéennes, plus précisément à propos des formations à xérophytes épineux. Le type d'étagement défini sur le versant méridional de l'Alborz, qui se confirme sur les massifs d'Asie moyenne (Hindu-kush, Pamir, jusqu'au Tien-Shan central compris), conduit à proposer un système propre, mais comparable à celui établi pour les montagnes méditerranéennes (supra-, oro-, alti-iranotouranien).*

MOTS CLÉS : Alborz - Iran - Étages de végétation - Irano-touranien - Euro-sibérien - Chaînes méditerranéennes - Asie moyenne.

INTRODUCTION

Le massif de l'Alborz, qui s'étire d'Ouest en Est sur environ 800 km le long de la rive méridionale de la Caspienne, constitue, en particulier dans sa partie centrale, un remarquable modèle de comparaison phytogéographique.

Son flanc nord (caspien), pourvu de forêts de feuillus, est de caractère typiquement euro-sibérien. Par contre, le versant sud, tourné vers les hauts plateaux semi-arides, est marqué par des steppes et pelouses écorchées irano-touraniennes (FIG. 1).

Cette double appartenance autorise la comparaison avec à la fois les massifs du système alpin et ceux des régions méditerranéennes. En ce qui concerne l'étagement, celle-ci doit évidemment tenir compte de la translation altitudinale en fonction de la latitude. En utilisant la relation proposée

* Manuscrit reçu le 10 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 16 juillet 1997.

Source : MNHN

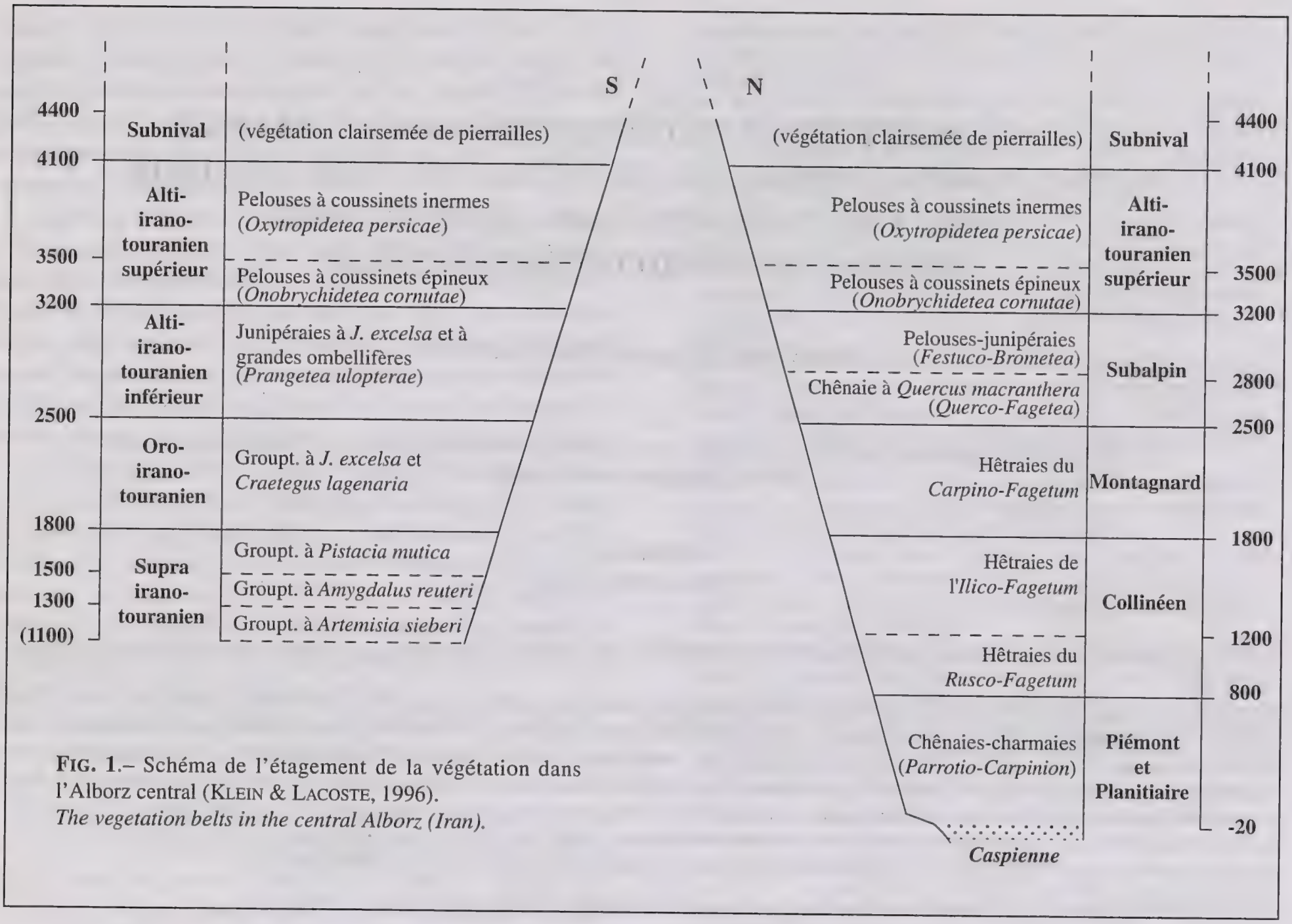


FIG. 1.– Schéma de l'étagement de la végétation dans l'Alborz central (KLEIN & LACOSTE, 1996).
The vegetation belts in the central Alborz (Iran).

par OZENDA (1975, 1985, FIG. III-1), il apparaît par exemple des Alpes du Dauphiné (45° de latitude) à l'Alborz (36°) une élévation globale des étages de l'ordre de 1 000 m.

Nous résumerons brièvement les principaux caractères des étages de végétation du massif, en renvoyant pour plus de précisions à l'aperçu synthétique précédemment publié (KLEIN & LACOSTE, 1996), afin de privilégier les comparaisons avec les autres chaînes.

LE VERSANT MÉRIDIONAL

L'ÉTAGEMENT DE LA VÉGÉTATION

Sur le flanc sud, il apparaît comparable au modèle proposé par OZENDA (1975) pour les montagnes alti-méditerranéennes : étages thermo-, méso-, supra-, oro-, altiméditerranéens[1]. Toutefois cette terminologie ne peut être directement appliquée aux chaînes irano-touraniennes puisque leur fond floristique se démarque nettement de celui des massifs proprement méditerranéens. En effet, malgré une origine mésogéenne commune, leurs flores respectives se sont suffisamment différenciées pour constituer deux régions phytogéographiques distinctes. Sur ce point, l'estimation de l'élément méditerranéen à 0,5 % de la flore iranienne (ZOHARY, 1963) est révélatrice. Il apparaît donc logique de proposer pour les massifs irano-touraniens un système propre d'étagement. Dans l'Alborz, compte tenu de l'altitude atteinte par le haut plateau (de l'ordre de 1 300 m), ce système se limite aux étages supra-, oro- et alti-iranotouraniens :

- Étage supra-iranotouranien (< 1 800 m) : tronqué à sa base pour la raison précédente, il correspond aux steppes à *Artemisia herba-alba* (var. *laxiflora*), surmontées par la série pré-steppique (ASSADOLLAHI *et al.*, 1982) du *Pistacia atlantica* ssp. *mutica*.

[1] Rappelons que QUÉZEL (1976) adopte une nomenclature distincte, ce qui entraîne une certaine confusion, en particulier pour l'étage "oroméditerranéen", équivalent pour cet auteur du subalpin et de l'alpin médio-européen, alors qu'il est l'homologue du montagnard dans le système d'OZENDA. D'autre part, RIVAS-MARTINEZ *et al.* (1986), réservent cette dénomination à l'essentiel du subalpin méditerranéen, en utilisant le terme de crioroméditerranéen pour désigner le reste du subalpin et la totalité de l'alpin.

Source : MNHN

• Étage oro-iranotouranien (1 800-2 500 m) : particulièrement dégradé, il peut cependant être rattaché à la série "montagnarde" du *Juniperus excelsa-Crataegus lagenaria* (*ibid.*).

• Étage alti-iranotouranien inférieur (2 500-3 200 m) : il est également marqué par des junipéraies (*J. excelsa*) clairsemées à "sous-bois" arbustif ainsi qu'à grandes Ombellifères (*Prangetea ulopterae* KLEIN 1987).

• Étage alti-iranotouranien supérieur (3 200-4 100 m) : il s'y développe des pelouses écorchées à xérophytes, réparties selon deux niveaux : à coussinets épineux (*Onobrychidetea cornutae* KLEIN 1987) dans l'horizon inférieur (3200-3500), à coussinets inermes (*Oxytropidetea persicae* KLEIN 1982) dans l'horizon supérieur.

COMPARAISON AVEC LES MONTAGNES MÉDITERRANÉENNES

Dans l'Alborz, l'étage supra-iranotouranien, se démarque nettement de son homologue (supra-méditerranéen) des massifs plus occidentaux. En effet, les formations forestières caractéristiques de cet étage dans les massifs sub-méditerranéens (chênaies caducifoliées) et eu-méditerranéens[2] (chênaies mélangées de sapins ou encore, en mode sec, pinèdes du groupe *Pinus nigra*) y cèdent place aux groupements steppiques du haut-plateau iranien. Toutefois, on peut relever des analogies certaines entre ces dernières et les groupements de dégradation des chênaies caducifoliées à *Quercus infectoria s.l.* (*Q. brantii*, *Q. boissieri* et *Q. libani*, homologues orientaux du *Q. faginea s.l.* des massifs ibériques et maghrébins) mentionnés par ZOHARY (1973) dans le Zagros. Ainsi, les steppes buissonnantes décrites par cet auteur comprennent, outre la prédominance d'*Artemisia herba-alba* et la présence de *Pistacia atlantica*, un cortège arbustif très similaire à celui des frutícées steppiques développées au pied de l'Alborz.

Quoi qu'il en soit, le passage du système méditerranéen au système iranotouranien s'illustre, dans cet étage, par la disparition des chênaies décidues, dont les représentants du Zagros, déjà largement infiltrés par des éléments d'origine irano-anatolienne (en particulier de nombreuses espèces du genre *Amygdalus*), seraient l'ultime expression ("steppe-forests" de ZOHARY, *ibid.*).

Un second point de comparaison porte sur les formations à xérophytes épineux, dont les deux zones d'extension optimale se situent, d'une part dans les massifs ibéro-marocains (QUÉZEL, 1953 et 1957), d'autre part dans les chaînes d'Asie moyenne. D'un point de vue floristique, le complexe irano-touranien correspondant se démarque clairement des unités homologues de la région méditerranéenne, tant occidentale (*Erinacetalia* QUEZEL, 1953 et *Festucetalia indigestae* RIV. GODAY et RIV.-MARTINEZ 1963) qu'orientale (*Daphno-Festucetea* QUÉZEL, 1964). Une différenciation fondamentale porte sur la prédominance des genres *Acantholimon* et *Onobrychis* ainsi que sur la diversification du genre *Astragalus*, la transition semblant s'effectuer au niveau des chaînes tauriques et du Liban (*Astragalo-Brometea* QUÉZEL, 1973).

Une autre différence majeure porte sur la distribution altitudinale : dans les montagnes méditerranéennes, les groupements à xérophytes épineux s'observent, sous des formes (pelouses écorchées ou garrides) et un développement variables, soit localisés dans l'alti-méditerranéen inférieur (massifs subméditerranéens), soit centrés sur l'ensemble oro- et alti-méditerranéen inférieur (massifs eu-méditerranéens)[3] ; par contre, les formations irano-touraniennes équivalentes se cantonnent essentiellement dans l'alti-iranotouranien supérieur (FIG. 2).

Les étages oro- et alti-iranotouranien inférieur peuvent toutefois, dans leur signification biologique, être directement assimilés aux étages méditerranéens correspondants par la convergence de leur peuplement ligneux : junipéraies (à *J. thurifera* dans l'oro-méditerranéen du Haut-Atlas, par exemple, remplacé dans l'Alborz par son homologue *J. excelsa*) dont les fruticées de dégradation offrent diverses espèces vicariantes (g. *Berberis*, *Lonicera*, *Rosa*...). Mais une différence essentielle, particulièrement marquée entre les niveaux alti-méditerranéen et iranotouranien inférieurs, porte sur le cortège associé à ces peuplements : d'une part, groupements à xérophytes épineux, d'autre part formations à grandes Ombellifères, ces dernières s'avérant caractéristiques de l'étage considéré sur l'ensemble des montagnes iranotouraniennes.

Une telle particularité semble pouvoir être mise en relation avec des conditions bioclimatiques sensiblement différentes de celles propices, dans les montagnes méditerranéennes, au développement des formations à xérophytes épineux (semi-aride très froid à extrêmement froid). À l'étage alti-iranotouranien inférieur, elles correspondraient plutôt à celles du méditerranéen subhumide, selon les données (OVCHINNIKOV, 1971) des montagnes du Tadjikistan (vallée du Varzob, à 3 000 m, Q2 = 69,2), par exemple, à défaut d'éléments précis concernant l'Alborz. Dans ces

---

[2]Nous nous référons à BARBERO, BONIN & QUÉZEL (1971) pour cette distinction bioclimatique entre chaînes sub-méditerranéennes (Pyrénées orientales, Alpes maritimes, Corse, Apennin méridional, Grèce septentrionale) et eu-méditerranéennes (Sierra-Nevada, Haut-Atlas, Grèce méridionale, Taurus méridional, Anatolie nord-occidentale).

[3]De ce point de vue, la Corse se rattacherait aux montagnes eu-méditerranéennes.

Source : MNHN

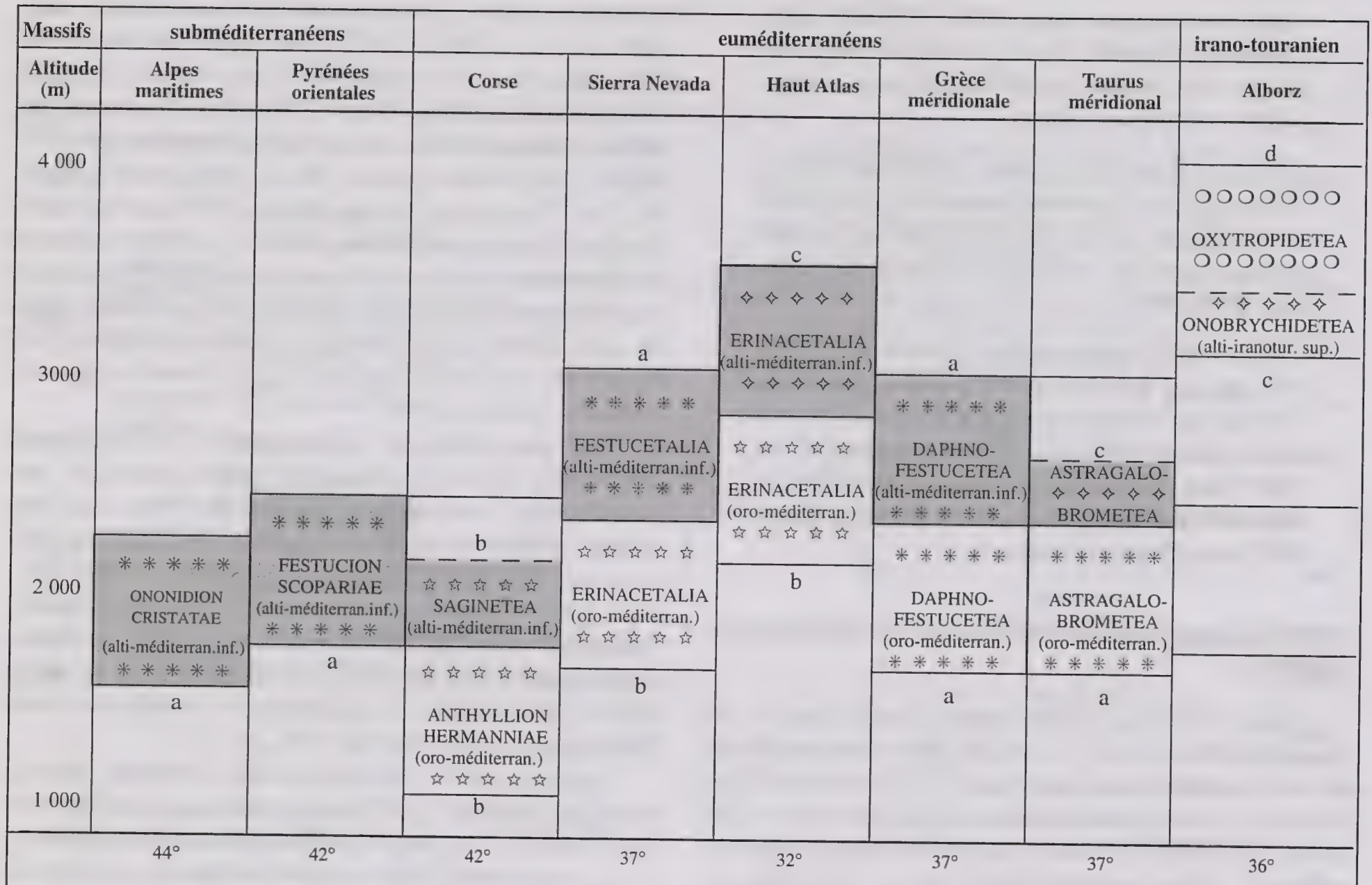


Fig. 2.– Distribution altitudinale comparée des groupements à xérophytes épineux dans les massifs sub- et euméditerranéens (cf. note 2) et l'Alborz : a) pelouses écorchées, b) garrides, c) groupements à coussinets épineux, d) groupements à coussinets inermes.

Altitudinal comparative distribution of thorny xerophyte formations in sub- and eu-mediterranean ranges (cf. footnote 2) and Alborz : a) sparse xerophilous swards, b) garrides, c) thorny cushion communities, d) unarmed cushion communities.

massifs, compte tenu d'un gradient décroissant de précipitations devenant extrêmement prononcé aux plus hautes altitudes, le bioclimat semi-aride proprement dit (extrêmement froid) ne deviendrait effectif que dans l'alti-iranotouranien supérieur, plus précisément dans son horizon basal (*ibid*, à 3 400 m, Q2 = 42,01). Il lui correspond le développement des groupements xérophiles à coussinets épineux des *Onobrychidetea cornutae*, homologues de ceux des *Erinacetalia* atlasiques (précisément de l'*Arenarion pungentis* Quézel 1953). Leur remplacement en altitude par les formations en coussinets inermes (*Oxytropidetea persicae*), type qui semble sans véritable équivalent dans les montagnes méditerranéennes, coïnciderait au passage progressif à des conditions arides glaciales.

Notons enfin par rapport à l'amplitude moyenne des étages alti-méditerranéens l'accroissement progressif des niveaux alti-iranotouraniens homologues. Ce phénomène, déjà sensible dans l'Alborz central, atteint son maximum dans le Pamir (augmentation de l'ordre de 3 à 700 m), puisque l'étage à chaméphytes en coussinet s'y développe entre 3 300 et 4 600 m en moyenne (Pamir occidental, Agakhanyants, 1965-1966), alors que ses limites théoriques, compte tenu de la latitude (38°), devraient se situer entre 3 000 et 3 900 m.

VERSANT SEPTENTRIONAL

L'ÉTAGEMENT DE LA VÉGÉTATION

La partie supérieure du versant caspien (hormis la zone culminale) est occupée par des pelouses écorchées issues du flanc sud, par descente de crête, ce qui permet d'y reconnaitre également un étage alti-iranotouranien supérieur. (3 200-4 100 m). Cette particularité contraste avec le caractère typiquement euro-sibérien des autres étages :

- Étage subalpin (2500-3200 m) : il correspond à la chênaie à *Quercus macranthera* (*Aceri hyrcani-Quercetum macrantherae* Klein & Lacoste 1989).

- Étages montagnard (1 800-2 500 m) et collinéen : ils sont caractérisés par l'extension, sous forme

Source : MNHN

d'associations distinctes (ASSADOLLAHI, 1980), de la hêtraie à *Fagus orientalis*.

• Étages planitiaire et de piémont (-26 / 800 m) : c'est le domaine potentiel des chênaies-charmaies, intensément dégradées, du *Parrotio-Carpinion* DJAZIREI 1965.

COMPARAISON AVEC LES MONTAGNES MÉDIO-EUROPÉENNES

Hormis la persistance en altitude d'un étage de nature iranotouranienne, le flanc nord de l'Alborz présente, par rapport à son modèle médio-européen classique, une modification fondamentale : un étage subalpin constitué d'essences feuillues (forêts à *Q. macranthera*) au détriment des Conifères. Cette particularité, qui apparaît déjà au niveau du Caucase oriental, serait à mettre en rapport avec les faibles glaciations ayant prévalu à la latitude du massif. De ce fait, les forêts résineuses nordiques (*Vaccinio-Piceetea* BR.-BL. 1939), dont l'extension est directement liée à celles des phases glaciaires, n'ont jamais atteint l'Alborz, l'ultime avancée orientale de ces formations paraissant se situer au niveau du Caucase central (TUMADZHANOV, 1938). Au delà, les forêts de feuillus (*Querco-Fagetea*), restées sans concurrence, ont pu se maintenir et se développer sur l'ensemble des étages altitudinaux, hormis l'alpin. Il est possible d'y trouver l'une des raisons de l'extension remarquable des hêtraies dans l'Alborz, aussi bien à l'étage collinéen que montagnard, alors qu'elles sont pratiquement cantonnées au niveau de ce dernier dans les chaînes du système alpin.

Par contre, la végétation planitiaire apparaît homologue des chênaies-charmaies médio-européennes, à l'exception évidemment des reliques de la flore chaude tertiaire qu'elle abrite.

CONCLUSIONS

La position phytogéographique originale de l'Alborz, à la frontière des régions euro-sibérienne et irano-touranienne, confère à sa végétation un caractère synthétique exceptionnel. Situé aux marges de l'Europe et de l'Asie, il s'agit vraisemblablement du seul massif qui réunisse et oppose ces deux grandes composantes, auxquelles ne s'adjoint qu'une très faible irradiation méditerranéenne. Il permet donc de dégager les similitudes et éventuellement ses particularités (étage subalpin) par rapport au système alpin, d'autre part les homologies (groupements à xérophytes) avec les chaînes méditerranéennes.

Les types de végétation et l'étagement, qui se manifeste sur le versant sud de l'Alborz, permettent de définir un modèle propre aux massifs irano-touraniens. Celui-ci se généralise et s'amplifie vers l'est, tout au long des chaînes d'Asie moyenne (Hindu-Kush, Pamir, jusqu'au Tien-Shan central compris) (KLEIN, 1994).

BIBLIOGRAPHIE

AGAKHANYANTS, O.E., 1965 et 1966.– *Osnovye problemy fizicheskoj geografii Pamira*. Ak. NA. Tadzhikskoj SSR., Dushanbe 1 : 240 p. et vol. 2 : 245 p.

ASSADOLLAHI, F., 1980.– *Étude phytosociologique et biogéographique des forêts hyrcaniennes. Essai synthétique et application à la région d'Assalem (Iran)*. Thèse doct. - ing., université de Marseille : 127 p.

ASSADOLLAHI, F., BARBÉRO, M. & QUÉZEL, P., 1982.– Les écosystèmes forestiers et préforestiers de l'Iran. *In : Colloque définition et localisation des écosystèmes méditerranéens terrestres*. St. Maximin, novembre 1981. *Ecologia Mediterranea*, 8 (1-2) : 365-379.

BARBERO, M., BONIN, G. & QUÉZEL, P., 1971.– Signification bioclimatique des pelouses écorchées sur les montagnes du pourtour méditerranéen, leur relation avec les forêts d'altitude. *In : Colloque interdisciplinaire sur les milieux naturels supraforestiers des montagnes du bassin occidental méditerranéen*, Perpignan, février 1971 : 17-56.

KLEIN, J.-C., 1994.– La végétation altitudinale de l'Alborz central (Iran). Institut de Recherche en Iran (Téhéran). Éditions Peeters, Louvain : 288 p.

KLEIN J.-C. & LACOSTE A., 1996.– Aperçu synthétique sur l'étagement de végétation dans l'Alborz central (Iran). *Annal. Naturhistor. Museums Wien*, 98B suppl. : 67-74.

OVCHINNIKOV, P.N., 1971.– *Flora i rastitel'nost ushchel'ya reki Varzob k probleme osvoeniya biologicheskikh resursov Pamiro-Alaya*. Izdatel. Nauka, Leningrad. Trud. Instit. botan., 22 : 512 p.

OZENDA, P., 1975.– Sur les étages de végétation dans les montagnes du Bassin méditerranéen. *Doc. Cartogr. Ecol.*, 16 : 1-32.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris : 344 p.

QUÉZEL, P., 1953.– Contribution à l'étude phytosociologique et géobotanique de la Sierra Nevada. *Memor. Soc. Brot.*, 9 : 1-77. Coimbra.

QUÉZEL, P., 1957.– Peuplement végétal des hautes montagnes d'Afrique du Nord. *Encycl. biogéogr. écol.*, 10 : 1-463. Lechevallier éd., Paris.

QUÉZEL, P., 1976.– Les forêts du pourtour méditerranéen : écologie, conservation et aménagement. *Presses de l'UNESCO, Paris. Notes techniques du MAB*, 2 : 9-33.

RIVAS MARTINEZ, S., FERNANDEZ GONZALES, F. & SANCHEZ-MATA, D., 1986.– Datos sobre la vegetacion del systema central y Sierra Nevada. *Opuscula botanica pharmaciae complutensis*, Madrid, 2 : 3-136.

TUMADZHANOV, I.I., 1938.– Lesa gornoj Tushetii. *Trud. Tbilisskogo Botanicheskogo Instituta*, Tbilissi : 105-248.

ZOHARY, M., 1963.– On the geobotanical structure of Iran. *Bull. Res. Council Israel*, supp. vol. 11D : 1-113.

ZOHARY, M., 1973.– *Geobotanical Foundations of the Middle East*. Fischer, Stuttgart, 2 vol. : 739 p.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 187-192

PODZOLS DE FORMATIONS SUBALPINES À PINS À CROCHETS DANS LES PYRÉNÉES (FRANCE)*

Mireille REMAURY[1], Thierry GAUQUELIN[1] & Joseph DAGNAC[2]

[1]*Laboratoire d'Écologie Terrestre de Toulouse, U.M.R. 5552, Université Paul Sabatier, 39, allées Jules Guesde, F-31062 Toulouse Cedex.*
[2]*CESAC, U.M.R. C5576, Université P. Sabatier, 118, route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex.*

SUMMARY
(original scientific paper)

PODZOLS OF SUBALPINE MOUNTAIN PINES FORMATION IN THE FRENCH PYRENEES.
The soils were carried out along two altitudinal transects in the subalpine level of the Carlit massif and the valley of Estibère. The soils were taken at the level of the rocky crests, under Pinus uncinata *and* Rhododendron ferrugineum. *The transforest ecotone is marked by the evolution of the soils from ranker types in altitude to podzol types. Physical and chemical analysis performed on the different soils allowed to characterize a new type of podzosol unknowed in the Pyrenees, with a deep dark BP2 horizon. This organic horizon is rich in aluminium, clay and humic acids. It follows an ochreous BP1 horizon, rich in iron and fulvic acids. The pedogenetic evolution of this soil might correspond to a transitional state between a ranker (inherited from a colder period), and a podzol.*

KEY WORDS : Podzols - Pyrenees - Montain Pines - Subalpine level - Global change.

RÉSUMÉ
(travail original)

Le long de deux transects altitudinaux, réalisés dans l'étage subalpin pyrénéen du massif du Carlit (Pyrénées orientales) et du vallon d'Estibère (Hautes-Pyrénées), des sols ont été prélevés et analysés au niveau des crêtes rocheuses, sous Pinus uncinata *et* Rhododendron ferrugineum. *L'écotone transforestier est souligné par l'évolution de rankers cryptopodzoliques en altitude vers des podzols, plus en aval. Un type particulier de podzol, présentant des similitudes avec ceux décrits par* WAREMBOURG & LOSSAINT *(1973) dans le Mont Aigoual, a été retrouvé dans les Pyrénées : il est caractérisé par un horizon profond BP2 humifère, foncé, riche en aluminium, en argile et en acides humiques, faisant suite à un horizon BP1 ocreux, riche en fer et en acides fulviques. La pédogenèse de ce sol pourrait être liée à un état transitoire entre ranker (hérité d'une période plus froide) et podzol.*

MOTS CLÉS : Podzols - Subalpin - Pins à crochets - Changements climatiques -Pyrénées.

INTRODUCTION

On ne dispose, à l'heure actuelle, que d'un faible nombre de données concernant les sols de l'étage subalpin des Pyrénées, par exemple CABIDOCHE & LEGROS (1977) et NOBLE (1985). Dans le cadre d'une recherche multidisciplinaire sur les variations de la limite supérieure forestière, une tentative de caractérisation de quelques-uns de ces sols d'altitude a été conduite. Pour cela, différents profils pédologiques ont été étudiés le long de transects entre 1950 et 2450 mètres d'altitude, au sein de deux massifs pyrénéens. L'un des objectifs de cette étude a été de mieux appréhender la dynamique forestière au sein de l'écotone (BAUDIERE & GAUQUELIN, 1990), en mettant en évidence une éventuelle modification des sols à mesure que l'on pénètre dans l'espace extrasylvatique actuel. On peut en effet se demander si le sol est un marqueur de la limite actuelle forestière pyrénéenne mais aussi dans quelle mesure il nous renseigne sur ses variations dans le passé.

LES SITES D'ÉTUDE

Deux massifs pyrénéens, celui du Carlit dans les Pyrénées Orientales et celui du vallon d'Estibère (Réserve

* Manuscrit reçu le 8 novembre 1996; version révisée acceptée pour publication le 11 septembre 1997.

Source : MNHN

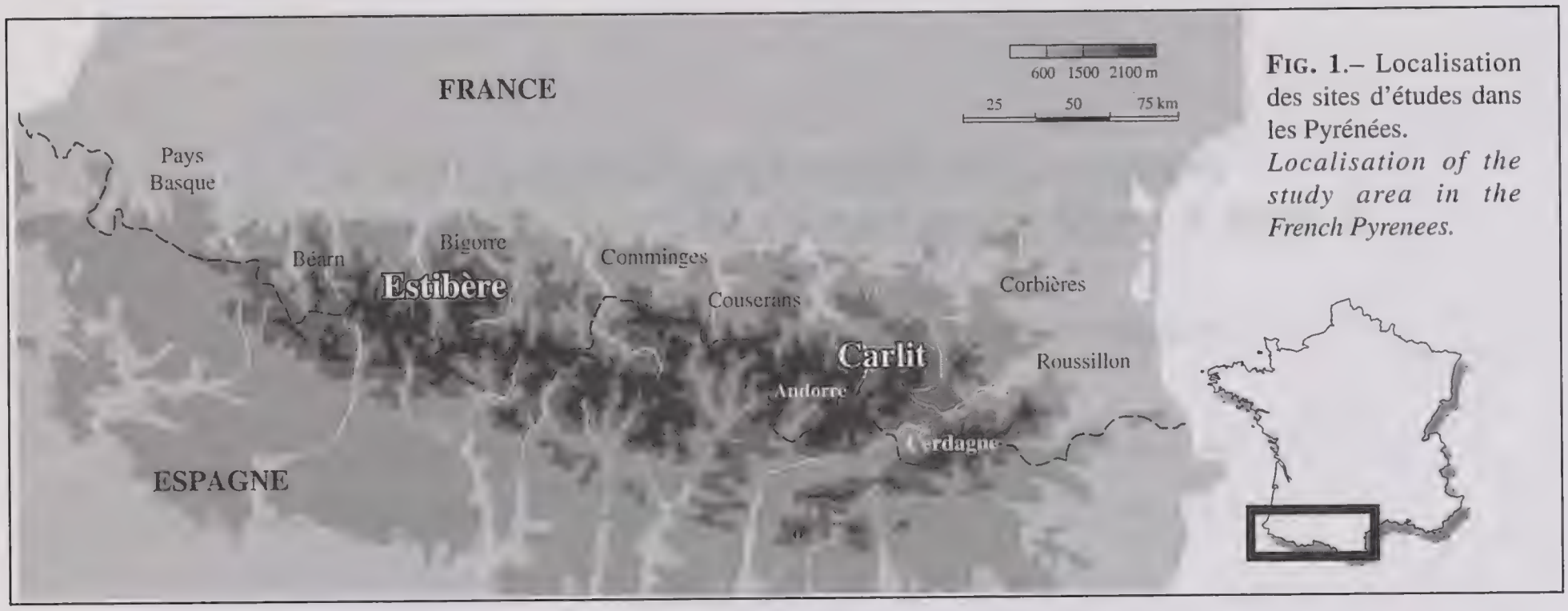


FIG. 1.– Localisation des sites d'études dans les Pyrénées.
Localisation of the study area in the French Pyrenees.

Naturelle du Néouvielle) dans les Hautes Pyrénées, ont été choisis comme sites d'étude (FIG. 1).

Ces deux massifs se situent respectivement dans les parties orientale et occidentale de la haute chaîne primaire. Les roches mères issues de formations géologiques hercyniennes sont de nature granitique (AUTRAN *et al.*, 1970). Ces deux massifs présentent des caractéristiques climatiques différentes : le massif du Carlit est caractérisé par un climat de haute montagne méditerranéenne à tendance continentale alors que le vallon d'Estibère présente un climat de type continental sans période sèche. Les modelés géomorphologiques observés dans l'un comme dans l'autre des deux massifs sont comparables. Ils présentent un piédestal tabulaire (SOUTADE, 1980) parsemé de nombreux lacs et tourbières. Dans les limites de la zone d'étude, entre 1950 et 2450 mètres d'altitude, les pineraies de Pins à crochets représentent le "climax" de l'étage subalpin. Les sols étudiés ont été prélevés sous des peuplements à Pins à crochets qui forment une pineraie ouverte, généralement au niveau des crêtes rocheuses balayées par le vent où les arbres trouvent une période de végétation suffisamment longue (CRECY DE, 1981). Sous les Pins à crochets, qui constituent l'essentiel des strates méso et microphanérophytiques, se développe une strate chaméphytique dense dominée par le Rhododendron et la Myrtille.

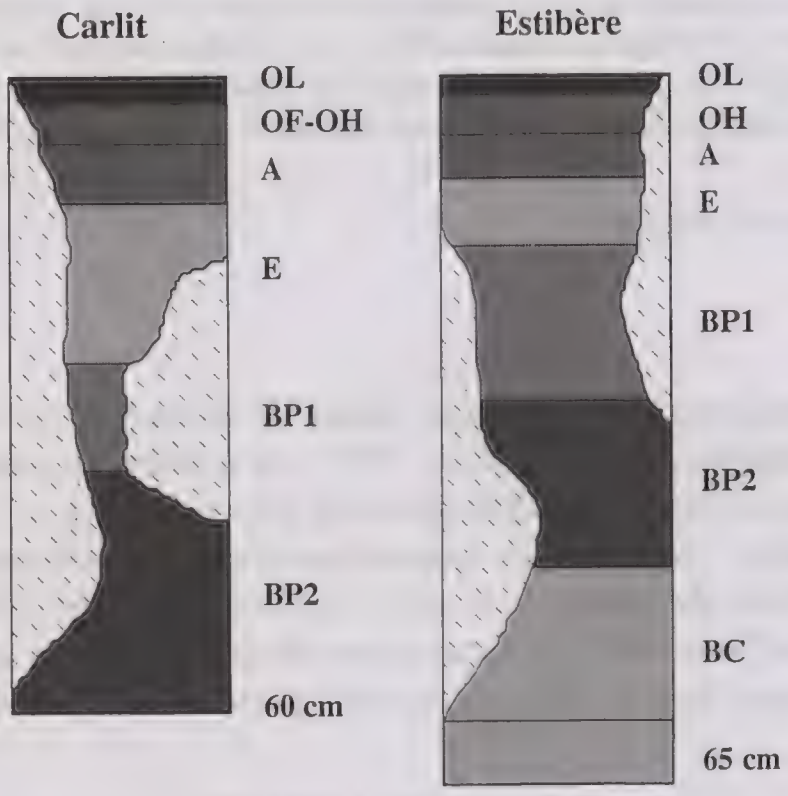


FIG. 2.– Représentation schématique des solums (Lac d'Anglade - vallon d'Estibère et Lac Noir, massif du Carlit).
Solums schematic representations (Lac d'Anglade, valley of Estibère and Lac Noir, Carlit massif).

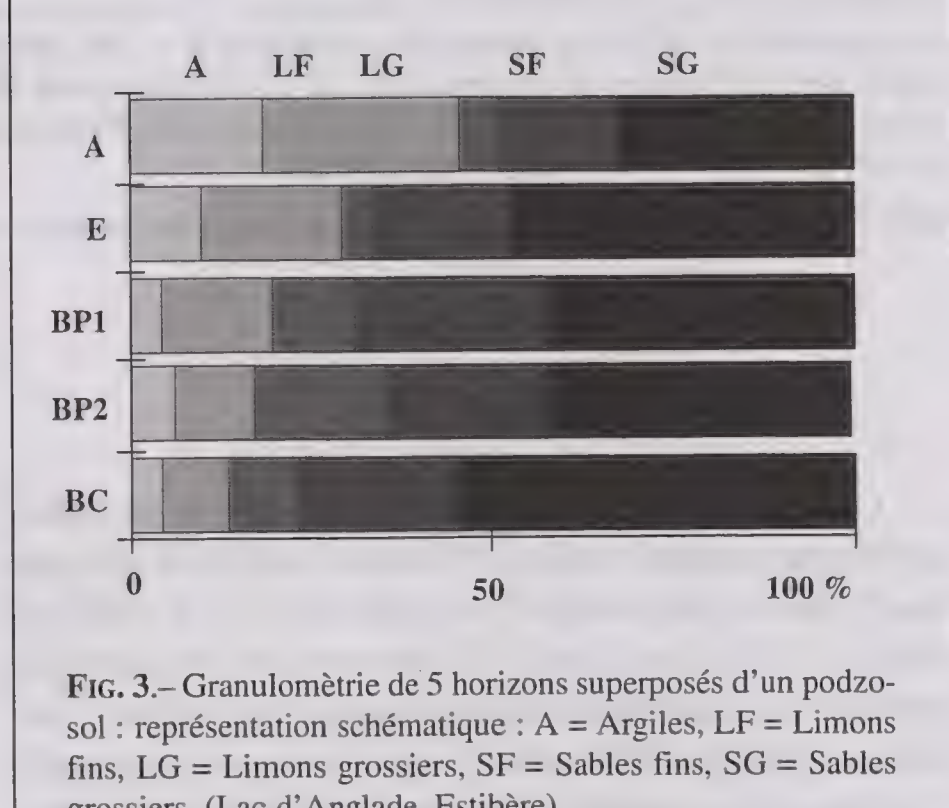


FIG. 3.– Granulomètrie de 5 horizons superposés d'un podzosol : représentation schématique : A = Argiles, LF = Limons fins, LG = Limons grossiers, SF = Sables fins, SG = Sables grossiers. (Lac d'Anglade, Estibère).
Particle-size distribution of five superposed horizons of a podzosol : schematic représentation : A = Clay, LF = Fine silt, LG = Coarse silt, SF = Fine Sands, SG = Coarse Sands. (Lac d'Anglade, Estibère).

Source : MNHN

MÉTHODOLOGIE

Les sols prélevés sur le terrain sont séchés à l'air libre et tamisés à 2 mm. Les types d'humus sont décrits selon les critères du Référentiel pédologique (1995).

L'analyse texturale est effectuée selon la méthode internationale de la pipette de Robinson. L'aluminium échangeable est évalué par la méthode d'ESPIAU & PEYRONEL (1976), le dosage se faisant par spectrocolorimétrie. L'aluminium et le fer amorphes sont extraits selon la méthode préconisée par le Référentiel pédologique pour mettre en évidence les horizons podzoliques, à savoir la méthode dite de BLAKEMORE, c'est-à-dire à partir du tampon oxalique de Tamm adapté par SCHWERTMANN (BONNEAU & SOUCHIER, 1979), le dosage étant réalisé par absorption atomique. Le dosage du carbone organique relève de la méthode Anne (modifiée O.R.S.T.O.M) et celui de l'azote total de la méthode Kjeldahl (AUBERT, 1970). Les acides humiques et fulviques sont extraits au pyrophosphate de sodium et dosés par le sel de Mohr après attaque sulfochromique. L'acidité (pH eau) est mesurée par voie électrométrique. La garniture cationique est évaluée par extraction des cations au NaCl N et dosé par absorption atomique. Une saturation au $CaCl_2$, un lavage à l'alcool, une percolation à NaCl N et un dosage du Ca^{++} dans le percolat déterminent la capacité d'échange cationique.

RÉSULTATS

ÉVOLUTION ALTITUDINALE DES SOLS

Dans la partie la plus alticole du transect, les sols analysés peuvent être apparentés, soit aux rankers, soit aux rankers cryptopodzoliques semblables à ceux décrits par CARBIENER en 1963, dans lesquels on a pu mettre en évidence une migration de l'aluminium extractible à l'oxalate. Il s'agit en général de sols moyennement épais, très organiques. Un peu plus bas, dans la zone des nombreux chicots rocheux, les sols évoluent vers des podzols. Nous allons tout particulièrement nous intéresser à un type de podzol à BP2 organique en profondeur dont deux exemples vont être détaillés ici.

DESCRIPTION DE DEUX PODZOSOLS, MARQUEURS DE L'ÉVOLUTION DES MILIEUX

Deux exemples de ce type de podzol ont été choisis, l'un dans le Carlit (au niveau du Lac Noir, 1 950 m) et l'autre dans le vallon d'Estibère (au niveau du lac d'Anglade, 2 190 m).

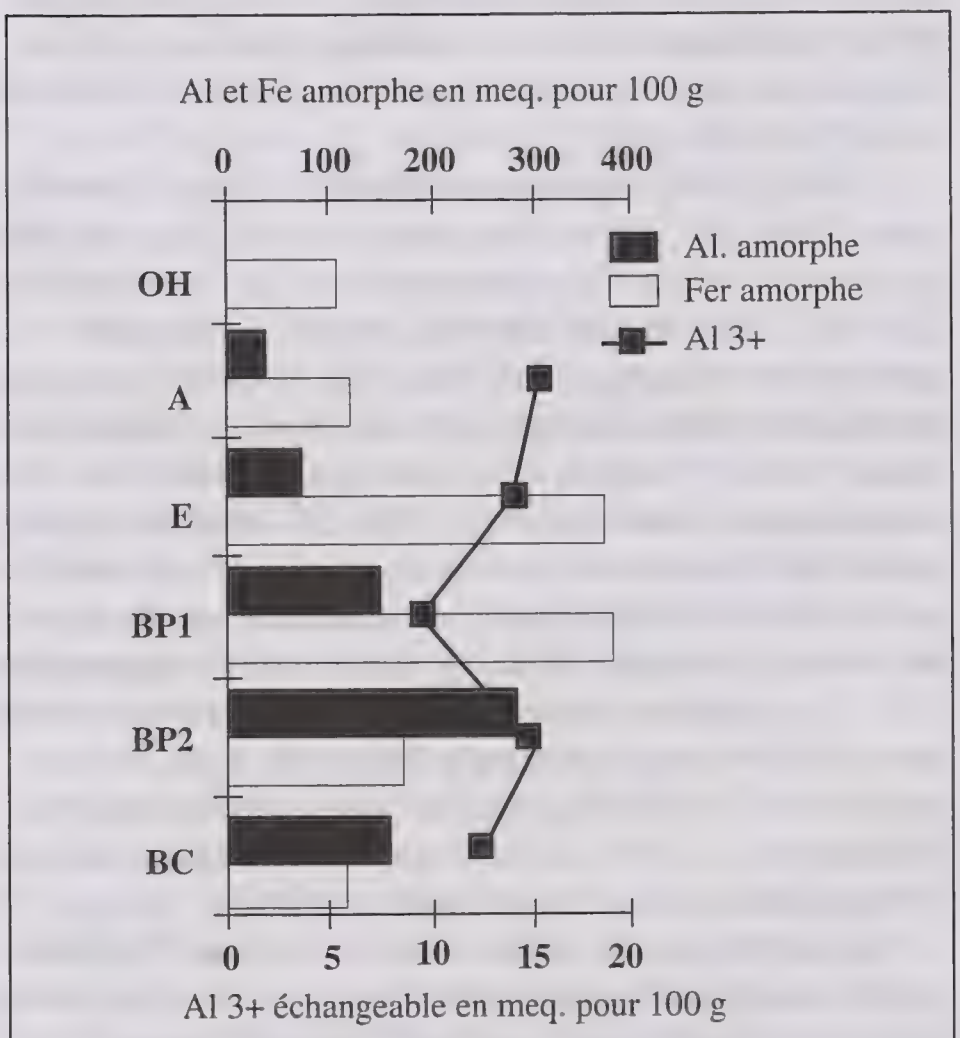


FIG. 4.– Variations des teneurs en aluminium et fer extractibles et en aluminium échangeable pour le sol prélevé au niveau du lac Noir (Massif du Carlit).

Extractable alluminum and iron, and exchangeable aluminum content variations. (Lac Noir, Carlit massif).

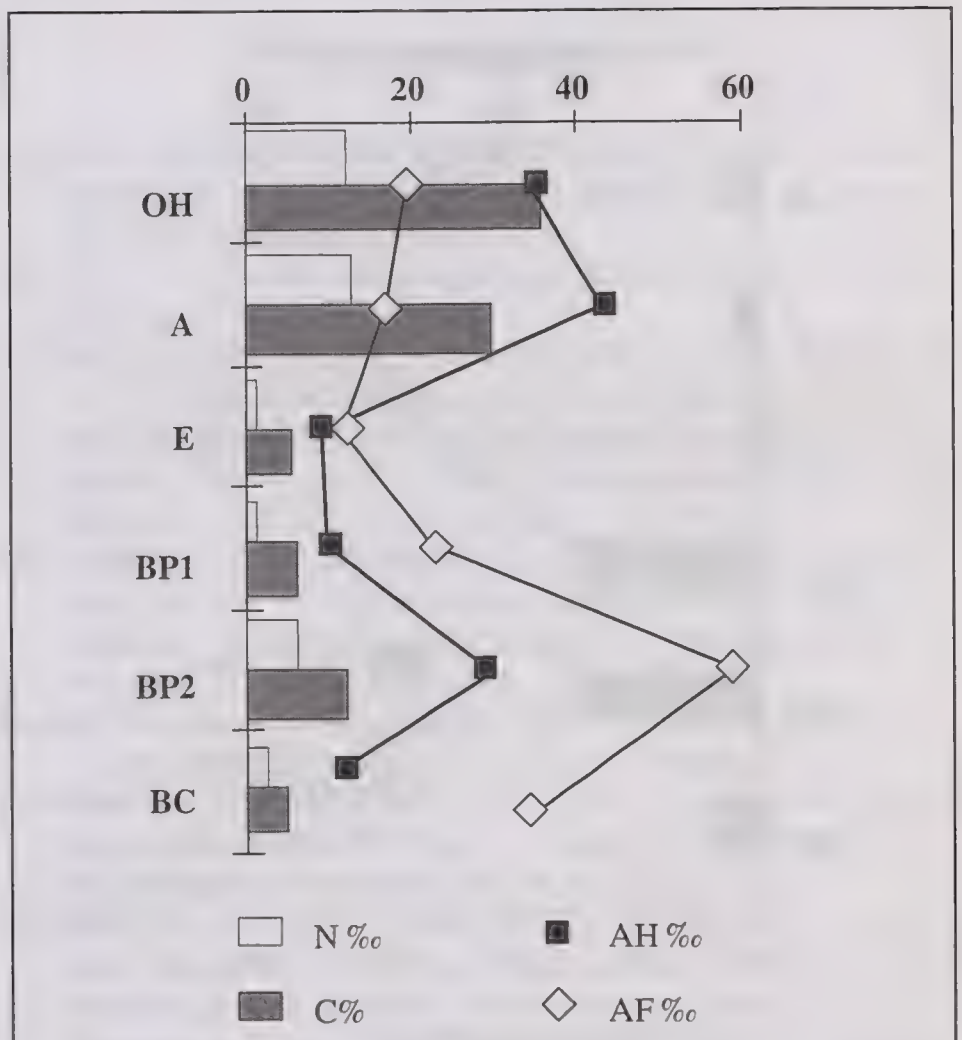


FIG. 5.– Variations des teneurs en carbone organique, en azote total, en acides fulviques et humiques. (Lac Noir, massif du Carlit).

Organic carbon, total nitrogen, fulvics and humics acids content variations (Lac Noir, massif du Carlit).

Source : MNHN

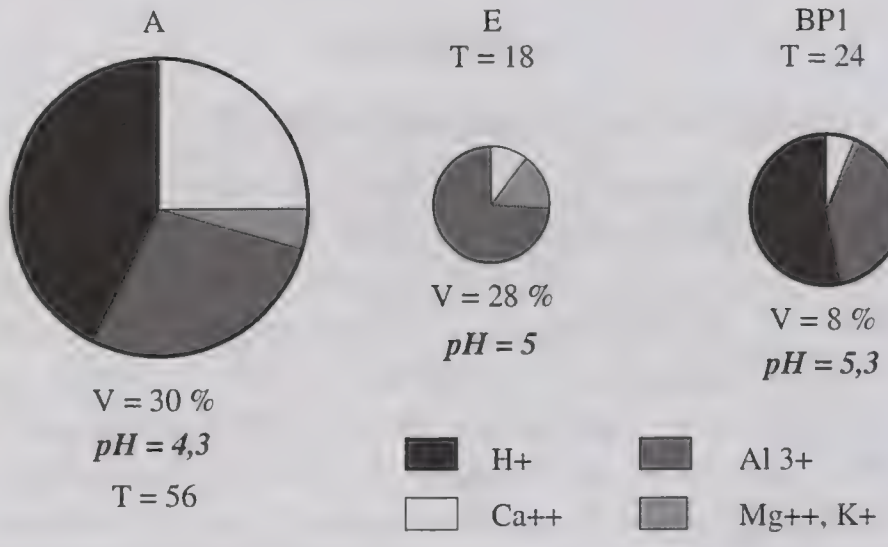


FIG. 6.– Garniture cationique (T = Capacité totale d'échange en meq./ 100 g. V = Taux de saturation en pourcentage) et pH des différents horizons du podzol prélevé dans le massif du Carlit.
Schematic représentation of the cation distribution on the complex adsorbing. (T = Cation exchange capacity (meq. / 100 g.) V = Saturation percentage) and pH of the differents horizons of the podzol taken at the Lac Noir in the Carlit massif.

Les solums présentent dans leur partie supérieure trois horizons holorganiques : OL, OF et OH. La transition entre l'horizon OH et un horizon A de juxtaposition est graduelle. L'humus du sol prélevé dans ce dernier massif est de forme Dysmoder. À Estibère, il s'agit d'un Eumoder car l'horizon OH est discontinu (JABIOL *et al.*, 1994).

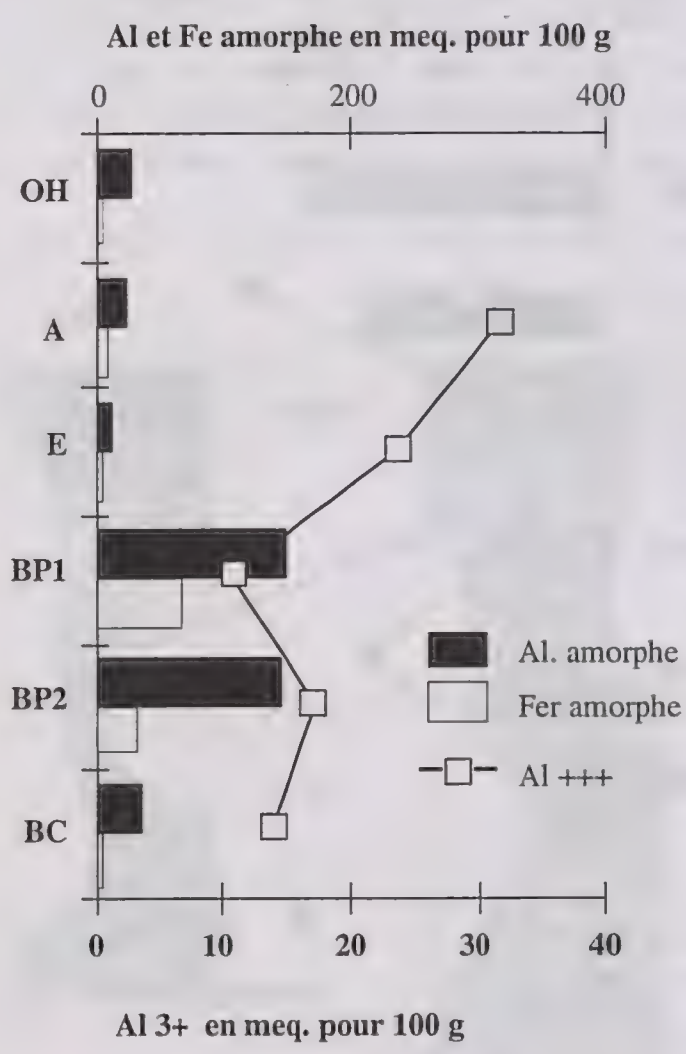


FIG. 7.– Variation des teneurs en aluminium et fer extractibles au niveau du profil prélevé au Lac d'Anglade, vallon d'Estibère, 2 190 m.
Extractable aluminum and iron content variations. (Lac d'Anglade, valley Estibère, 2 190 m.).

Les solums étudiés qui se développent entre de gros blocs rocheux décimétriques sont de type : O/A/E/BP1/ BP2/C (FIG. 2). L'analyse granulomètrique fine fait apparaître une texture limono-sableuse (FIG. 3). Les horizons sont acides dans leur ensemble (FIG. 6).

L'horizon éluvial E, qui fait suite à l'horizon organo-minéral A peu épais, est appauvri en carbone organique. Les racines y sont moins nombreuses. Les solums présentent ensuite deux horizons de nature podzolique, caractérisés par une accumulation de produits amorphes (aluminium et fer) (FIG. 4 et 7).

L'horizon BP1 fait suite à l'horizon éluvial. Sa couleur est ocre du fait de l'importante accumulation de fer. La teneur en acides fulviques augmente dans cet horizon (FIG. 5). L'horizon BP2 est situé plus en profondeur. Il a une couleur "chocolat" (10 YR 3/4). Le profil présente une augmentation continue du pourcentage d'acides fulviques dans cet horizon mais aussi une augmentation du pourcentage d'acides humiques (FIG. 5). Ainsi, le rapport acides fulviques/acides humiques est plus élevé en BP1 qu'en BP2. Ce dernier est riche en aluminium. En outre, les teneurs en argile (FIG. 3) et en matière organique (FIG. 5) augmentent dans cet horizon, de même que de la capacité d'échange cationique liée à ces deux derniers paramètres (FIG. 6). D'autre part, la distribution de l'aluminium échangeable peut être mise en relation avec la richesse du complexe argilo-humique (FIG 4).

Au niveau du sol prélevé dans le vallon d'Estibère, nombre de caractéristiques se révèlent semblables à celles observées dans le massif du Carlit. Les processus de podzolisation y paraissent cependant plus accentués. Le pH est plus acide (pH_{eau} varie de 3,7 à 4,5). Le taux de saturation dans l'horizon A est de 12 %. On peut aussi observer une véritable différenciation de l'horizon E, de couleur gris clair (10 YR 7/2). D'autre part, la proportion d'aluminium par rapport à celle du fer augmente globale-

Source : MNHN

ment au niveau de ce profil (FIG. 7). Dans le massif du Carlit, les teneurs élevées en fer étaient susceptibles de freiner les processus de podzolisation (SOUCHIER, 1971).

DISCUSSION

Dans les podzols, il est généralement admis que les composés organiques les plus solubles migrent plus en profondeur, entraînant d'avantage d'aluminium que de fer. Ils sont à l'origine de la formation du Bs, riche en acides fulviques et en aluminium, situé au-dessous du Bh où s'accumulent les composés organiques plus polymérisés et le fer (DUCHAUFOUR, 1970). Dans les podzols étudiés cependant, le premier horizon BP1 de couleur ocre, possède certaines caractéristiques liées à un BPs, alors que le deuxième, plus foncé, s'apparente à un BPh. WAREMBOUG, *et al.* (1973) avaient décrit sensiblement le même type de sol dans les Cévennes, sous hêtraie, entre 1 100 et 1 400 mètres d'altitude. De même, une inversion entre le Bhs et le Bs a pu être mise en évidence sur des podzols arctiques d'Alaska par DAHLGREN & MARRET en 1991. Comment peut-on expliquer, dans les Pyrénées, la succession originale de ces deux horizons par rapport à la séquence des podzols typiques et quelle est la part des facteurs historiques ?

Une première hypothèse serait celle du recouvrement d'un ancien sol. Plusieurs arguments permettent d'éliminer cette hypothèse en particulier l'observation de la distribution régulière de l'aluminium extractible et l'absence d'hiatus au niveau de la texture dans les différents horizons.

Une seconde hypothèse serait la suivante : l'horizon noir profond constituerait la base d'un profil de type ranker cryptopodzolique formé sous pelouse, cette base n'ayant pas encore été complètement affectée par l'évolution podzolique actuelle. Celle-ci, par suite d'un changement de couverture végétale se serait manifestée par l'apparition d'un horizon ocre au centre du profil de l'ancien ranker témoignant d'un accroissement des processus de podzolisation caractéristique des écosystèmes forestiers.

Ainsi, nous pensons que les sols décrits seraient intermédiaires entre ce que l'on a pu appeler les rankers cryptopodzoliques et les sols podzoliques, tout cela dans une pédogenèse cohérente, sans "hiatus". Une analyse palynologique, semblable à celle réalisée par GUILLET en 1971 sur les sols vosgiens, a été effectuée au sein des horizons podzoliques BP1 et BP2 du sol prélevé dans le massif du Carlit. Cette première approche a révélé que les proportions en pollens de Graminées sont plus importantes en BP2 qu'en BP1 et que les pollens de Pins y sont moins nombreux. Ceci peut étayer l'hypothèse avancée d'une modification du couvert végétal à mettre en relation avec l'évolution pédogénétique.

CONCLUSIONS

L'écotone transforestier est nettement souligné par l'évolution du sol, d'un ranker cryptopodzolique en altitude vers un podzol à l'aval, en fonction des contraintes actuelles, à la fois géomorphologiques et climatiques du milieu. Les caractéristiques physico-chimiques tout à fait particulières du type de podzol décrit peuvent être des éléments de compréhension de la dynamique forestière passée dans la mesure où l'on peut penser que sa pédogenèse est liée à une évolution de la couverture végétale. Le type de sol pyrénéen décrit peut se trouver à différentes altitudes entre 1 950 et 2 300 mètres, sur des versants diversement exposés, au niveau des crêtes rocheuses (REMAURY, 1994).

La présence d'un horizon BP2 organique et alumineux en profondeur, situé sous un BP1 ocre, témoignerait d'un passage de la pelouse à la lande forestière au niveau de la même station pouvant être soit lié à la déprise pastorale, soit à une majoration climatique.

REMERCIEMENTS

Nous adressons à Monsieur Philippe DUCHAUFOUR, nos plus respectueux remerciements.

BIBLIOGRAPHIE

A.F.E.S., Association Française pour l'Étude des Sols, 1995.– Référentiel pédologique. Principaux sols d'Europe. *Institut de Recherche agronomique,* Paris : 332 p.

AUBERT, G., 1970.– Méthodes d'analyses des sols. *CRDP*, Marseille : 171 p.

AUTRAN, A.,FONTEILLE, M. & GUITARD G., 1970.– Relations entre les intrusions de granitoïdes, l'anatexie et le métamorphisme régional considérés principalement du point de vue du rôle de l'eau : cas de la chaîne hercynienne des Pyrénées Orientales. *Bull. Soc. Géol. Fr.* t. XII, 4 : 673-731.

BAUDIERE, A. & GAUQUELIN, T., 1990.– Successions, substitutions, écotones et systèmes phytomorphogénétiques pyrénéens d'altitude. *Botanica Pirenaico-Cantabrica, Edicion cientifica a cargo de L. Villar,* Jaca : 353-365.

BONNEAU, M. & SOUCHIER, B., 1979.– *Pédologie. T. II : Constituants et propriétés sur sol.* Masson, Paris : 459 p.

CABIDOCHE, Y.M. & LEGROS, J.-P., 1977.– Les types de sols et leur répartition dans les Alpes et les Pyrénées cristallines. *Doc. de cartographie écologique*, Grenoble, 19 : 19 p.

CANTEGREL, R., 1984.– *Seuils écologiques et organisation biologique des pineraies alticoles de Pinus uncinata Ram. : nouvelles perspectives en Néouvielle (Pyrénées occidentales).* Société botanique de France. Groupement scientifique ISARD. Colloque international de Botanique pyrénéenne. La Cabanasse (Pyrénées orientales). J.-J., Amigo, A, Baudière, A, Muscat Éditeurs, 1986 : 193-208.

CARBIENER, R., 1963.– Remarques sur un type de sol encore peu étudié : le ranker cryptopodzolique de l'étage subalpin des massifs hercyniens français. *C.R. Ac. Sc. Paris,* 256 : 977-979.

C.P.C.S., 1976.– *Communication de pédologie et cartographie du sol.*

Source : MNHN

Classification des sols. E.N.S.A. Grignon : 96 p.

CRECY, L. (de) 1981.– *Neige et autres facteurs écologiques naturels limitant à la limite supérieure de la forêt : discussion.* Colloque de Perpinyà de l'Institut d'Estudis Andorrans. Édité par Terra Nostra, Prada, 1982 : 59-62.

DAHLGREN, R.A. & MARRETT, D.J., 1991.– Organic Carbon Sorption in Arctic and Subalpine Spodosol B Horizons. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 55 : 1382-1390

DUCHAUFOUR, P., 1970.– *Précis de pédologie.* Masson and Cie éditeur, Paris : 481 p.

ESPIAU, P. & PEYRONEL A., 1976.– L'acidité d'échange des sols. Méthode de détermination de l'aluminium échangeable et des protons échangeables. *Sciences du sol,* 3 : 161-175.

JABIOL, B., BRETHES, A., BRUN, J.J., PONGE, J.-F. & TOUTAIN, F., 1994.– Une classification morphogénétique et fonctionelle des humus. Propositions du Référentiel pédologique. *Revue forestière française*, XLVI, 2 : 152-166.

GUILLET, B., 1972.– *Relation entre l'histoire de la végétation et la podzolisation dans les Vosges.* Thèse de doctorat d'État, Université de Nancy I, 122 p.

MUNSELL COLOR, 1975.– Munsell Color Charts.

NOBLE, F., 1985.– *Contribution à l'étude des formations superficielles des espaces supraforestiers oriento-pyrénéens.* Thèse de doctorat 3e cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse : 279 p.

REMAURY, M., 1994.– *Caractérisation et évolution des sols à la limite supérieure forestière dans les Pyrénées. Exemple du massif du Carlit.* Mémoire de D.E.A. Université P. Sabatier, Université Toulouse Le Mirail : 113 p.

SOUCHIER, B., 1971.– *Évolution des sols sur roches cristallines à l'étage montagnard (Vosges).* Thèse de doctorat d'État, Université de Nancy I, Mem. Serv. Carte Géol. Alsace-Lorraine, 33 : 164 p.

SOUTADE, G., 1980.– *Modelé et dynamique actuelle des versants supraforestiers des Pyrénées orientales.* Imprimerie coopérative du Sud-Ouest, Albi : 452 p.

WAREMBOURG, F.R., LOSSAINT, P. & BOTTNER, P., 1973.– L'évolution des sols dans une séquence bioclimatique méditerranéo-montagnarde sur roche mère siliceuse : Massif de l'Aigoual. *Extrait du bulletin de l'Association Française pour l'Étude du Sol,* 1 : 49-62.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 193-195

CARTOGRAPHIC VEGETATION-SOIL RELATIONSHIPS WITHIN A GLACIAL CIRQUE IN THE NORTHERN APENNINES (N-ITALY)*

Graziano ROSSI , Giuseppina DOWGIALLO[1] & Marcello TOMASELLI[2]

Dipartimento di Ecologia del Territorio, Università di Pavia, Via S. Epifanio 14, I-27100 Pavia, Italia (grossi@et.unipv.it)
[1] Dipartimento di Biologia Vegetale, Università di Roma "La Sapienza", P.le A. Moro 5, I-00185 Roma, Italia.
[2] Dipartimento di Biologia evolutiva e funzionale, Università di Parma, Via delle Scienze, I-43100 Parma, Italia.

SUMMARY
(original scientific paper)

We used a map overlaying procedure to evaluate the correlations between plant communities and soil types in the summit areas of Mount Prado in the northern Apennines. The original data, in the form of a vegetation map and a soil map (scale 1: 2000) were digitized, overlayed and processed by a Geographic Information System (G.I.S.). The correlation map thus obtained was then critically analysed.

KEY WORDS : Vegetation mapping - Soil mapping- Soil-vegetation correlations - Geographic information system (G.I.S.) - Northern Apennines.

RÉSUMÉ
(travail original)

ÉTUDE CARTOGRAPHIQUE SUR LES RELATIONS VÉGÉTATION-SOL DANS UN CIRQUE GLACIAIRE SUR L'APENNIN SEPTENTRIONAL (ITALIE DU NORD).
Pour étudier les relations entre la végétation et le sol dans le cirque glaciaire du Mont Prado (Apennin septentrional) par une approche cartographique, nous avons comparé la carte de la végétation et la carte du sol, tous les deux à très grande échelle (1 : 2000). L'analyse cartographique a été réalisée à l'aide d'un Système d'Information Informatique (S.I.G.), avec la superposition des cartes digitalisées. En outre, les relations sol-végétation ont été discutées.

MOTS CLÉS : Cartographie de la végétation - Cartographie du sol- Rapports sol-végétation - Système d'information géographique - Apennin septentrional.

INTRODUCTION

Relationships between vegetation and habitat factors can be analysed at different topographic scales. At a macrotopographic scale, the cartographic approach has proved to be most suitable for detecting interactions between vegetation and habitat factors (OZENDA, 1978; KÜCHLER & ZONNEVELD, 1988; BIONDI *et al.*, 1992). In recent years, ecological mapping has gained greatly from the recent development of the geographic information system (G.I.S.), which allows the comparison of information from different maps and the compilation of new maps out of a combination of information from existing maps. In this paper, we applied a G.I.S. to detect the relationships between vegetation and soil in the summit areas of the northern Apennines. The glacial cirque of Mount Prado was chosen as a sample area for its high degree of phytocoenological and pedological diversity (ROSSI, 1994; FERRARI & ROSSI, 1995).

STUDY AREA

Mount Prado is located along the main ridge of the northern Appennines at latitude 44° 14'N and longitude 10° 23'E. On its northern slope lies one of the widest and most typical glacial cirques of the northern Appennines, which originated during the würmian period (CARTON & PANIZZA,

* Manuscrit reçu le 3 octobre 1996; version révisée acceptée pour publication le 29 octobre 1997.

Source : MNHN

1988). The lithological substrate is a turbiditic compact sandstone (upper oligocene-lower miocene), locally named "macigno". The local climate is poorly documented, as there are no meteorological stations close to the study area. Nevertheless, a mean annual temperature of 2.1 °C has been documented at M. Cimone, the highest peak in the northern Apennines. Moreover, mean yearly precipitation in the study area was estimated at 2000-2500 mm by CARTON & PANIZZA (1988). The glacial cirque is located above *Fagus sylvatica* woods, which reach the local timberline. Vegetation cover includes the following main plant communities, whose syntaxonomic arrangement was reported by ROSSI (1994): 1) *Vaccinium* heaths (*Empetro-Vaccinietum gaultherioidis, Vaccinio-Hypericetum richeri*); 2) acidophytic pastures (*Geo-Nardetum strictae, Violo cavillieri-Nardetum,* community of *Luzula alpino-pilosa* and *Nardus stricta, Anthoxantho-Brachypodietum genuensis*); 3) neutro-mesophytic pastures (*Trifolio-Festucetum puccinellii*); 4) cryoxerophytic acidophytic grasslands (*Sileno exscapae-Trifolietum alpini* with two subassociations, community of *Festuca riccerii*); 5) snow beds (*Salicetum herbaceae, Oligotricho-Gnaphalietum supini*); 6) scree vegetation (*Cryptogrammo-Dryopteridetum abbreviatae*); 7) rock-face vegetation (*Drabo aizoidis-Primuletum apenninae*); 8) mire vegetation (*Caricetum nigrae*).

MATERIALS AND METHODS

The data sources were a vegetation map published in ROSSI (1994), including vegetation types defined according to the BRAUN-BLANQUET method (1964) and an original geopedological map made during the period 1993-95. Both maps were produced by air-photo interpretation and a subsequent detailed survey on the field (scale 1 : 2,000) within the major physiographic units recognized. The pedological survey was carried out through the description of individual profiles, their physical and chemical analysis and classification to the subgroup level of Soil Taxonomy (Soil Survey Staff 1975, 1994). Soils were finally grouped into 8 soil-units. Both maps were digitized and georeferenced to a scale of 1:2000 by AutoCAD" 12-c2. Georeferences were the metric coordinates of the Gauss Boaga System adopted by the Emilia-Romagna region to construct its technical map. The digitizer used was a CalComp 9500 with a tablet size A0. The creation and management of our G.I.S. was performed by ArcCAD" 11.3 on an IBM PC/AT. The digitized maps cover a study area of about 40 hectares. This area covered 28 plant communities, including 7 vegetation mosaics (FERRARI & ROSSI, 1995). Relationships between the plant communities and the soil types were established by overlaying displayed graphic data. Results were expressed as percent of each plant community in each of the 8 soil units (not reported here). Significance of correlations between plant communities and the 8 soil units was tested by calculating the double of mutual information (2I), whose distribution corresponds to that of the chi-square.

RESULTS

The following 8 main geopedological units were distinguished and reported in an original map, available from the authors on request: 1) sandstone outcrops; 2) rubbly areas with lithosols in some interstices among large boulders (Lithic Cryorthents and Lithic Udorthents); 3) rankers and lithosols in the stony slopes close to the ridges of M. Prado (Lithic Cryumbrepts and Lithic Cryorthents); 4) rankers and podzolic soils on morainic deposits (Typic Cryorthods and Lithic Cryumbrepts above 1900 m a.s.l., Typic and Lithic Haplorthods and Lithic Haplumbrepts below 1900 m); 5) podzols, brown acid soils and rankers on colluvial slope deposits (Typic Cryorthods, Typic and Lithic Cryumbrepts above 1900 m, Typic Haplorthods, Typic and Lithic Haplumbrepts below 1900 m); 6) discontinuous lithosols in intensively eroded steep slopes with mobile surface debris (Lithic Cryorthents, Lithic Udorthents); 7) freely drained regosols on sandy loamy glaciofluvial deposits in the level area surrounding a lake (Typic Udifluvents); 8) soils saturated with water in some periods of the year in depressions and small ponds located in the basal area (Typic Fluvaquents).

Most of the vegetation types turned out to be significantly correlated with one particular geopedological unit according to a decreasing order of 2I. The most significant of these correlations are the following: *Cryptogrammo-Dryopteridetum abbreviatae*/soil unit 2; *Sileno exscapae-Trifolietum alpini*/soil unit 3; *Vaccinio-Hypericetum richeri*/soil unit 5; *Empetro-Vaccinietum*/soil unit 5; *Caricetum nigrae*/soil unit 8; *Geo-Nardetum strictae*/soil unit 7; *Drabo aizoidis-Primuletum apenninae/* soil unit 1; *Violo cavillieri-Nardetum strictae*/soil unit 4; and *Sileno exscapae-Trifolietum alpini luzuletosum spicatae/* soil unit 6.

CONCLUSIONS

The study presented here confirms that the Geografic Information System (G.I.S.) is a powerful tool for quantifying the mutual relations between characteristics of a geographical area.

The occurrence of a high degree of significant correlations between vegetation types and geopedological units is of special interest. The vegetation types most significantly correlated with a geo-pedological unit were found to be the primary plant communities. This high degree of correspon-

Source : MNHN

dence can be regarded as a strong indication that some plant communities have developed without anthropic interference. They may also be regarded as a good index of conservation of the naturalness in the study area.

Secondary plant communities mainly consist of different types of grasslands (pastures) dominated by *Nardus stricta* (*Violo cavillieri-Nardetum strictae, Geo-Nardetum strictae*), each of them correlating significantly with a different geopedological unit. This fact is probably a consequence of the recently reduced impact of grazing on vegetation in the summit areas of the northern Apennines.

Moreover, we would like to bring attention to the fact that the two subassociations within the *Sileno-exscapae-Trifolietum alpini* TOMASELLI and ROSSI (1994) are correlated to two different geopedological units: for this reason they can be more more clearly distinguished in geopedological terms than in floristic-sociological terms (TOMASELLI & ROSSI, 1994).

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was partly funded by the Italian M.U.R.S.T. (40%, resp. Prof. A. PIROLA, Pavia, and Prof. G. AVENA, Roma) and by the Italian C.N.R. 95.02761.CT04 (resp. G. ROSSI, Pavia).

REFERENCES

BIONDI, E., ALLEGREZZA, M., BALLELLI, S., CALANDRA, R., CRESCENTE, M.F., FRATTAROLI, A.R., GRATANI, L., ROSSI, A. & TAFFETANI, F., 1992.– Indagini per una cartografia fitoecologica dell'altipiano di Campo Imperatore (Gran Sasso d'Italia). *Boll. A.I.C.*, 86: 85-98.

BRAUN-BLANQUET J., 1964.– *Pflanzensoziologie*. Springer, Wien.

CARTON, A. & PANIZZA, M., 1988.– *Il paesaggio fisico dell'Alto Appennino emiliano*. Grafis Edizioni, Bologna: 182 pp.

FERRARI C. & ROSSI, G., 1995.– Relationships between plant communities and late snow melting on Mount Prado (Northern Apennines, Italy). *Vegetatio*, 120: 49-58.

KöCHLER, A. W. & ZONNEVELD I.S., 1988.– *Vegetation mapping*. Kluwer Academic Publishers, 635 pp.

OZENDA, P., 1978.– *La cartographie écologique*. Courrier du CNRS, 24: 2-10.

ROSSI, G., 1994.– Carta della vegetazione del Monte Prado (Parco Regionale dell'Alto Appennino Reggiano, Regione Emilia-Romagna). Note illustrative. *Atti Ist. Bot. e Lab. Critt. Univ. Pavia, s.* 7, 10 (1991): 3-24.

SOIL SURVEY STAFF U.S.D.A., 1975.– *Soil Taxonomy*. Agricultural Handbook, n° 436: 754 pp.

SOIL SURVEY STAFF U.S.D.A., 1994.– *Keys to Soil Taxonomy*. Soil Cons. Serv. U.S. Dept. of Agric., Washington: 423 pp.

TOMASELLI M. & ROSSI G., 1994.– Phytosociology and ecology of *Caricion curvulae* vegetation in the northern Apennines (N Italy). *Fitosociologia*, 26: 51-62.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 197-200

THE RELATIONSHIPS BETWEEN FLORISTIC AND EDAPHIC PATTERNS IN MANAGED CHESTNUT STANDS (EXTREMADURA, W SPAIN)*

Augustín RUBIO[(1)], Adrián ESCUDERO[(2)], Rosario GAVILAN[(3)]

[(1)]Dept. Silvopascicultura. E.T.S.I. Montes. Universidad Politécnica de Madrid (arubio@montes.upm.es)
[(2)]Dept. Biología Vegetal. E.U.T.I. Agrícola. Universidad Politécnica de Madrid.
[(3)]Dept. Biología Vegetal II. Facultad de Farmacia. Universidad Complutense de Madrid. E-28040 Madrid, Espagne.

SUMMARY
(original scientific paper)

Data from 30 plots of Castanea sativa *stands were analysed. Phytosociological relevés and edaphic parameters were studied by means of Principal Component Analysis. Correlations between floristic and edaphic axes were done by means of Pearson product-moment correlation; and correlations between floristic or edaphic axes and silvicultural parameters were also done. Results showed a relationship between the first edaphic and floristic axes and between the two first floristic axes and silvicultural parameters. But there is no relationship between edaphic axes and silvicultural parameters.*

KEY WORDS: Sweet chestnut stands - Understorey composition - Edaphic characteristics - Management - Extemadura.

RÉSUMÉ
(travail original)

RELATION ENTRE LES DONNÉES FLORISTIQUES ET LES PARAMETRES ÉDAPHIQUES DANS UNE CHATAIGNERAIE (EXTRAMADOURE, ESPAGNE).
Des données de 30 parcelles de Castanea sativa *ont été analysées. Des relevés phytosociologiques et des paramètres édaphiques on été étudiés au moyen d'Analyses en Composantes Principales. Postérieurement, des corrélations de PEARSON ont été effectuées entre les axes floristique et édaphique ; finalement on a effectué les corrélations entre les axes floristique et édaphique avec les paramètres sylvicoles. Les résultats indiquent que la texture, le potassium, le phosphore et la relation C/N sont les paramètres les plus significatifs en ce qui concerne le type de gestion. Nous avons mis en évidence une relation entre les premiers axes édaphique et floristique, et entre les deux premiers axes floristiques et les paramètres sylvicoles. Aucune relation n'a été trouvée entre les axes édaphiques et les paramètres sylvicoles.*

MOTS CLÉS : Châtaigneraie - Composition floristique - Caractéristiques édaphiques - Gestion - Extremadoure.

INTRODUCTION

Sweet chestnut (*Castanea sativa* Miller) is a typical multipurpose tree (BOGGIA, 1988) usually cultivated with many different silvicultural treatments in order to improve its profitability. In Southern Europe sweet chestnut stands have been intensivelly managed both for timber production (as coppice stands, COP) and for edible nuts production (as high forest stands, HF). They have been exploited under these traditional régimes during the last centuries. COP systems involve regular and total clear-cutting of the above ground phytomass, followed by the reconstitution of original COP structure from stumps.

The effects of forest management practices on plant species diversity in chestnut stands are not well studied, mainly in the Iberian Peninsula. This lack of basic knowledge reflects the paucity of community-level studies in managed stands, and, to some extent, the diverse and complex history of manipulation in these forests. The main goal of this paper is the establishment of any relationship between traditional forest managements, understorey composition and soil features in chestunut stands in Extremadura.

MATERIAL AND METHODS

CHESTNUT STANDS IN EXTREMADURA (C-W SPAIN)

These forests have been traditionally exploited both for timber (1167 ha for COP) and mainly for edible fruits (10595 ha for HF) following the general trend of Spain (83291 ha for HF and 43267 ha for COP, I.C.O.N.A., 1976)

* Manuscrit reçu le 14 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 15 avril 1997.

Source : MNHN

and Portugal (65000 ha for HF and 5000 ha for COP, FERNANDES, 1954), where HF stands are dominant.

SAMPLING

Plots were located after an environmental clustered sampling through TWINSPAN based on a 1 square km grid of the chestnut area in Extremaudra (see RUBIO, 1993 for details). 30 plot-sites were established, 15 of which were COP stands and another 15 were HF stands. The plot size was 100 m^2 for COP stands and 400 m^2 for HF stands.

VARIABLES

In every sample plot, several variables were evaluated and measured (see RUBIO, 1993). The variable data-sets were floristic, silvicultural and edaphic.

• *Floristic variables*: A complete understorey composition survey was carried out and cover (%) was visually estimated in each plot.

• *Silvicultural variables*: In each plot we measured sprout density, stool density and diameter at breast height, if it is equal or higher than 5 cm. With these variables we calculated two parameters: Basal area, as amount of chestnut diameters at breast height (m^2 ha^{-1}) and stool/sprout ratio.

• *Edaphic variables*: We measured 11 physical and chemical variables (TAB. I) (see RUBIO 1993 for details).

NUMERICAL ANALYSIS

The floristic and edaphic data set were independently summarized through Principal Component Analysis (PCA) (WEBSTER, 1977; TER BRAAK, 1994; ESCUDERO *et al.*, 1994) being the variables previously standarized.

Finally, to improve interpretability, Pearson product-moment correlations were calculated in pairs between the first two PCA axes of each ordination (soil/understorey composition) and with silvicultural variables.

RESULTS AND DISCUSSION

SOIL CHARACTERISTICS

The soils are mainly acid, with moderate organic matter and clearly enriched in nitrogen. The texture is mainly loamy or similar, consequently the soils are permeable, being statistically significant the difference in sand or clay between the two sylvicultural treatments (TAB. I). Soils are better structured in COP, being COP soil characteristics very similar to those found in natural forest ecosystems of this region (FORTEZA *et al.*, 1966a, b; GALLARDO & GARCIA RODRIGUEZ, 1973a, b).

P and K levels are relatively very low. The P level could be justified by the rock acidity while the lack of K must be related to leaching, in these permeable soils (Rubio & Gandullo, 1993). Between treatments, we have detected significative diferences in P and K contents, and lower differences in organic matter. The different management implies differences in mineralization process, which is responsible for a higher level in nutrients in COP and a higher organic matter amount in HF, in spite of the lower litter-fall.

TABLE I.– Descriptive statistics for variables: mean and standard deviation (S.D.) Variables were compared between COP and HF by ANOVA -F (1,28)- if Cochram test was significant ($p < 0.05$). If not, KRUSKAL-WALLIS test was done. Significant levels: *, $p < 0.1$; **, $p < 0.5$; K, $p < 0.001$.

*Statistique descriptive des variables: moyenne et déviation standard (S.D.) Les variables ont été comparées par ANOVA -F (1,28) lorsqe le test de Cochram était significatif ($p < 0.05$). Sinon, on utilisait le test de KRUSKAL-WALLIS. Niveaux significatifs: * $p < 0.1$; ** $p < 0.5$; KW $p < 0.001$.*

	COPPICE			HIGH FOREST					
VARIABLE	MEAN		S.D.	MEAN		S.D.	MEAN		S.D.	F
Fine earth fraction (%)	41.33	±	25.95	45.81	±	7.24	36.86	±	6.15	–
Sand (%)	40.31	±	16.53	46.41	±	4.64	34.23	±	3.30	**
Silt (%)	42.85	±	13.60	38.84	±	3.70	46.87	±	3.09	–
Clay (%)	16.88	±	5.17	14.75	±	1.27	19.01	±	1.19	**
Organic matter (%)	2.93	±	1.51	2.78	±	0.44	3.09	±	0.35	–
pH water	4.64	±	0.36	4.73	±	0.10	4.56	±	0.09	–
pH KCl	3.69	±	0.19	3.69	±	0.05	3.70	±	0.04	–
N (%)	0.15	±	0.09	0.16	±	0.03	0.13	±	0.02	–
C/N	14.80	±	8.76	12.11	±	1.56	17.49	±	2.67	*
P ($mg\text{-}kg^{-1}$)	1.54	±	1.63	2.36	±	0.50	0.73	±	0.13	K
K ($mg\text{-}kg^{-1}$)	115.73	±	84.91	150.79	±	24.54	80.67	±	14.76	**

Source : MNHN

TABLE II.– Component correlations of every edaphic parameter from edaphic PCA (EO).

Corrélations des composantes de chaque paramètre edaphique à partir du PCA édaphique (EO).

	EO	
	AXIS I	AXIS II
Fine earth fraction	0.757	-0.092
Sand	0.835	-0.398
Silt	-0.774	0.486
Clay	-0.639	0.037
Organic matter	-0.762	-0.105
pH water	0.570	0.755
pH KCl	0.133	0.768
N	-0.690	-0.062
C/N	0.193	0.028
P	0.322	-0.193
K	0.317	0.641

TABLE III.– PEARSON product-moment correlations. Significant level: ** p < 0.001. *Correlations de Pearson. Niveau significatif: ** p < 0.001.*

a) between floristic (FO) axes and edaphic (EO) axes.

a) entre axes floristiques (FO) et axes édaphiques (EO)

		EO	
		AXIS I	AXIS II
FO	AXIS I	0.5986 **	0.2658
	AXIS II	0.0602	0.2292

b) between floristic (FO) and edaphic (EO) axes and silvicultural parameters (standarized) Stool/sprout ratio (S/s) and Basal area (B a)

b) entre axes floristiques (FO) et axes édaphiques (EO) et paramètres sylvoculturaux (standarisés) Relation Pied/souche (S/s) et surface terrière (B a).

	FO		EO	
	AXIS I	AXIS II	AXIS I	AXIS II
S/s	-0.480 **	0.016	-0.224	0.042
B a	-0.009 **	0.684	0.196	0.289

PCAS OF SOIL VARIABLES

The first axis of edaphic ordination seems to be dominated by physical variables (TAB. II) with a higher influence of sand and fine earth fraction on the positive half and silt and organic matter on the negative edge of the axis. The second axis is mainly influenced by the acidity of soils and the K level.

CORRELATIONS

Between floristic and edaphic axes

We have detected only a significant, strong correlation between the first edaphic and the first floristic axis (TAB. III. a). The correlation between the first axis of each PCA indicate some relationships between both set of data (floristic-edaphic). Any case, these relationships must underline differences due to management as the first floristic axis, which is related to that, point out.

Between floristic axes and silvicultural parameters

There is a high correlation ($p < 0.001$) between the first floristic axis and the stool-sprout ratio and between the second floristic axis and basal area (TAB. III. b). The relationship between the first floristic axis and the stool-sprout ratio is based on the difference practices (clear-cutting, harvest...) suffered by stands in the two types of management. There are several sprouts per stool in a COP stand whereas in HF there are usually one, being its structure more open. The relationships between the second axis (which could be interpreted as a succesional gradient) and the basal area must indicate a canopy closure evolution.

Between edaphic axes and silvicultural parameters

There is no correlation between them (TAB. III. b). The absence of relationships between soil parameters and silvicultural variables can be due to more than one reason: the soils are built on very similar lithological substrata (quartzites, sandstones, schist, granites, slates); or the management is not so intense to generate soil turnover.

In this sense, although lithology was considered as a variable during the clustering process for sampling definition, it was no relevant (RUBIO, 1993).

Thus, from an edaphic point of view the management is not so intense to modify soil features.

REFERENCES

BOGGIA, L., 1988.– Conclusioni sulla castanicoltura nazionale. *Cellulosa e Carta*, 39(4): 4-10.

ESCUDERO, A., GAVILAN, R. & RUBIO, A., 1994.– Una breve revisión de técnicas de análisis mutivariante aplicables en Fitosociología. *Bot. Complutensis*, 19: 9-38.

FERNANDES, C.T., 1954.– A castanha. Sua imporância económica e valor alimentar. *Publ. Dir. Geral Serv. Florest. Agric.*, 21(2): 37-53.

FORTEZA BONNIN, J., GARCIA RODRIGUEZ, A., SANCHEZ CAMAZANO, Mª & MARTIN PATINO, Mª T., 1966a.– Los suelos de la provincia de Cáceres. I. Suelos sobre pizarras. *Anales Edaf. Agrobiol.*, 25: 661-673.

FORTEZA BONNIN, J., GARCIA RODRIGUEZ, A., SANCHEZ CAMAZANO, Mª & MARTIN PATINO, Mª T., 1966b.– Los suelos de la provincia de Cáceres. II. Suelos sobre rocas ígneas. *Anales Edaf. Agrobiol.*, 25: 674-688.

GALLARDO, J.F. & GARCIA RODRIGUEZ, A., 1973a.– Estudio del perfil de materia orgánica en suelos de la región Oeste

Source : MNHN

de Espade Cáce*Anales Edaf. Agrobiol.*, 32(5-6): 347-363.

GALLARDO, J.F. & GARCIA RODRIGUEZ, A., 1973b.– Estudio del perfil de materia orgánica en suelos de la región Oeste de Espade Cácer*Anales Edaf. Agrobiol.*, 32(5-6): 535-549.

I.C.O.N.A., 1976.– *Inventario forestal nacional. Región Extremadura*. Ministerio de agricultura. Madrid.

RUBIO, A., 1993.– *Estudio ecológico de los castañares de Extremadura.* These ined. E.T.S.I. Montes. Univ. Politécnica de Madrid: 320 pp.

RUBIO A. & GANDULLO, J.M., 1993.– *Comparación edáfica de los castañares fruteros y madereros extremeños.* Actas del XII Congr. Latinoamericano Ciencia Suelo, III: 1759-1767. Salamanca.

TER BRAAK, C.J.F., 1994.– Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience*, 1(2): 127-140.

WEBSTER, R., 1977.– *Quantitative and numerical methods in soil classification and survey*. Carendon Press. Oxford: 269 pp.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 201-206

LES PLANTES STEPPIQUES DANS LA FLORE ET DANS LA VÉGÉTATION DES RÉGIONS DINARIQUES DE CROATIE*

Ivan ŠUGAR

Zavod za farmaceutsku botaniku FBF, Šrotova 39, 10000 Zagreb, Croatie

SUMMARY
(original scientific paper)

STEPIC PLANTS IN FLORA AND VEGETATION OF THE DINARIC REGIONS OF CROATIA.
Analysis of the presence of two species - Carex humilis *and* Chrysopogon gryllus - *as well as mention of some others steppe-species in plant cover of Dinaric Alps in Croatia have a purpose to estimate significance of these plants in flora and vegetation of Croatia. Although the low number of steppe-plants in comparison with the total number of pelant species in Croatia, which is about 4000, is not so significant, these plant have one important role in the vegetation, not only by their presence in high frequency, than also by the fact that they take a great part in the biomass of some sintaxonomical units. This is also one attempt of the explanation that widespread of some steppe-species in Europe is not connected with nomadic migrations than, on the contrary, steppe-species was caused them.*

KEY WORDS: Stepic plants - Dinaric Alps - Phytogeography - Phytosociology - Croatia.

RÉSUMÉ
(travail original)

Avec l'analyse de la présence de deux espèces - Carex humilis *et* Chrysopogon gryllus - *et en mentionnant un certain nombre d'autres espèces steppiques, on a essayé d'évaluer la signification de ces plantes dans la flore et dans la végétation de Croatie. Bien que le nombre d'espèces steppiques, par rapport à l'ensemble des espèces de la flore de Croatie qui compte à peu près 4000 espèces, ne soit pas si significatif, on a constaté qu'elles jouent un rôle très important dans la végétation non seulement par une haute fréquence mais aussi par le fait qu'elles constituent une grande partie de la biomasse de plusieurs unités de végétation. On a essayé aussi d'expliquer que la distribution de certaines plantes steppiques en Europe n'est pas due aux migrations nomades historiques mais que leur distribution avaient précédé ces migrations.*

MOTS CLÉS : Plantes steppiques - Alpes dinariques - Phytogéographie - Phytosociologie - Croatie.

INTRODUCTION

Les vastes surfaces des plaines de l'Europe Orientale et de l'Asie Centrale avec leur géomorphologie et leurs conditions climatiques spécifiques sont devenues un espace floristique génétiquement important de l'Europe et de l'Asie. Le climat continental a une pluviosité réduite de 200 à 550 mm par an et le relief plus ou moins plat ou doucement collinéen, qui s'étend dans un immense espace vers l'Asie orientale, ont conditionné le développement d'une flore et d'une végétation très spécifique dite steppique, bien que le terme steppe, qui a une signification définie en phytogéographie, en phytosociologie et en floristique soit un peu ambigu. Phytogéographiquement, la steppe représente une formation de végétation prairiale constituée par des plantes herbacées plus ou moins xérophiles, où dominent les graminées. Elle occupe les régions au climat tempéré et se distingue par un fort dynamisme de la couverture végétale, qui se manifeste par plusieurs changements phénologiques d'aspect pendant l'année. En phytosociologie le terme *steppe* embrasse de vastes unités de végétation. Floristiquement non plus, le terme *steppe* n'est pas définie

* Manuscrit reçu le 12 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 4 novembre 1997.

Source : MNHN

plus précisément. Les unités floristiques steppiques appartiennent aux éléments floristiques divers, tels que pontiques, pontiques-centre asiatiques, subsubériques... En partant de ces notions, on notera que certaines essences steppiques qui jouent un rôle important dans la végétation des Alpes Dinariques sont non seulement très fréquentes, mais représentent aussi une grande partie de la biomasse des unités de la végétation dont elles font partie.

Le but de cet article n'est pas de spécifier les espèces steppiques présentes dans la flore et dans la végétation de Croatie, mais plutôt de montrer leur signification. En effet, le nombre d'espèces steppiques dans la flore et la végétation n'est pas si significatif, par rapport à l'ensemble des espèces qui constituent la flore de Croatie et qui comptent à peu près 4000 espèces. Mais ce nombre n'est pas négligeable, bien qu'il soit difficile ou presque impossible de nommer toutes les espèces steppiques à cause de la signification du terme *steppe* (ALEHIN, 1944).

Les résultats de ce travail sont basés sur de vastes recherches floristiques et phytosociologiques effectuées d'après les méthodes phytosociologiques de BRAUN-BLANQUET (1964).

RÉSULTATS

ANALYSE DES UNITÉS STEPPIQUES DANS LA COUVERTURE VÉGÉTALE DES ALPES DINARIQUES

Parmi plusieurs espèces steppiques, assez fréquentes dans la couverture végétale de Croatie, deux d'entre elles, *Carex humilis* et *Chrysopogon gryllus,* jouent un rôle très important.

Bien que *Carex humilis* fût traitée comme élément floristique subsibérien (WALTER & STRAKA, 1970; GAJIĆ, 1984) ou simplement comme une plante héliophile (TRINAJSTIĆ, 1988), elle a été indiquée comme une espèce streppique (ALEHIN, 1944; LAVRENKO 1954; MEUSEL, 1964).

La signification de *C. humilis* dans la flore et la végétation des Alpes dinariques a été accentuée déjà par les premiers travaux phytosociologiques. Deux associations jadis décrites et publiées en Croatie, avaient même dans le titre l'espèce *C. humilis.* Il s'agissait des associations *C. humilis-Centaurea rupestris* et *Sesleria tenuifolia - C. humilis* (HORVAT, 1931). Bien que deux associations (à noter qu'il s'agissait de premiers travaux phytosociologiques en Croatie), avaient dans le titre *C. humilis,* on peut considérer qu'il s'agit d'une espèce très significative de la flore et de la végétation de Croatie.

D'après MEUSEL (1964), *C. humilis* est une espèce steppique et montagnarde. D'après ce même auteur, sa distribution principale s'étend dans les régions d'Europe centrale et orientale, bien que son aire soit beaucoup plus vaste. En effet, l'espèce est présente en Bosnie Herzégovine, Monténégro, Albanie, Serbie, Grèce (HAYEK, 1932-1933), Bulgarie (JORDANOV, 1963), Roumanie (SAVULESCU, 1966), Autriche (ADLER *et al.,* 1994), Hongrie (JAVORKA, 1924-1925), Tchéquie et Slovaquie (DOSTAL, 1950), Russie et Ukraine (BODZILOVSKIJ & LAVRENKO, 1940), Italie (PIGNATTI, 1982), Suisse (HESS *et al.,* 1967), France et Belgique (BONNIER, 1934), Angleterre (CLAPHAM *et al.,* 1962), Pologne (SZAFER, 1959), Allemagne (GARCKE, 1972). Mais la distribution de l'espèce en Europe, diminue vers l'ouest, sud-ouest et vers le nord-ouest. L'espèce est ainsi très rare en Belgique, en France quoique bien représentée dans le Jura, dans la Savoie et le Dauphiné, mais très rare dans le Centre, dans l'Est, en Normandie, dans les Pyrénées et dans la région méditerranéenne (BONNIER, *op. cit.*). L'espèce est rare aussi vers le nord de l'Allemagne (GARCKE, *op. cit.*) et en Angleterre où elle est fréquente seulement localement (CLAPHAM *et al., op. cit.*). Les régions où le degré de distribution très élevé sont les pays de l'Europe centrale et orientale - surtout la Slovaquie et la Hongrie. Ce fait se manifeste non seulement floristiquement par une bonne fréquence et une vaste distribution, mais aussi phytosociologiquement, par de nombreuses unités végétales - associations, sous-associations et faciès. Ainsi en Slovaquie et en Tchèquie, on a décrit jusqu'à présent, à l'intérieur de la classe *Festuco-Brometea* et de l'ordre *Festucetalia vallesiacae*, plus de quarante unités phytosociologiques classées dans une seule alliance de *Caricion humilis* (KOLBEK, 1986). En Hongrie on a décrit plus de quinze unités phytosociologiques (SOO, 1959), en Roumanie une dizaine (CSÚRÖS-KAPTALAN, 1970), en Croatie aussi une vingtaine (HORVAT & HORVATIĆ, *op. cit.*; ZUPANČIČ *et al.,* 1986).

DISTRIBUTION ET SIGNIFICATION DE *C. HUMILIS* EN CROATIE

C. humilis s'étend d'abord dans les régions montagnardes des Alpes dinariques depuis l'Istrie au nord-ouest de la Croatie jusqu'aux Bouches de Cattaro au sud-est, mais elle est présente aussi dans les montagnes de la Croatie continentale, bien que sa présence dans cette région soit plutôt sporadique.

Quant à la partie continentale, elle est présente dans les entourages de Varaždinske toplice et Sveti Šimun (SCHLOSSER & VUKOTINOVIĆ, 1869), Strahinščica (REGULA-BEVILACQUA, 1991), Samoborsko gorje (SCHLOSSER & VUKOTINOVIĆ l.c.; ŠUGAR, 1972), Medvednica (ŠUGAR, 1982). D'après ces quelques données, on constate que *C. humilis* est une espèce rare dans la partie continentale de la Croatie. En effet, elle est absente dans de vastes plaines pannoniques, ses stations étant localisées seulement aux clairières des forêts thermophiles des montagnes pannoniques, telles que Papuk, Psunj.

Source : MNHN

C. humilis est très fréquente dans les régions des Alpes dinariques sur de vastes surfaces depuis l'Istrie jusqu'au mont Orjen au sud-est de la Croatie (FIG. 1). L'espèce est très fréquente dans la région montagnarde de l'Istrie, c'est-à-dire à Cicarija et Ucka et dans d'autres sommets d'Istrie. Elle est également très fréquente sur tous les grands massifs dinariques (Obruč, Risnjak, Snježnik, Velika et Mala Kapela, Velebit, Lička Plješivica, Dinara, Mosor, Biokovo, Orjen et Žumberačko gorje). Elle n'habite que les montagnes calcaires depuis une altitude de 300 jusqu'à 1 500 m (Učka, Dinara et autres).

La signification de *C. humilis* dans la végétation des Alpes dinariques se manifeste par son rôle dans la couverture végétale, donnant un ton rougeâtre à d'immenses surfaces de pacages des versants montagnards. Au sein de la classe *Festuco-Brometea* l'espèce est présente dans plusieurs associations végétales, surtout dans les alliances *Chrysopogoni-Saturejon, Scorzonerion villosae, Seslerion tenuifoliae* et *Bromion erecti*, figurant comme plante caractéristique de diverses unités syntaxonomiques, mais qu'on trouve, assez souvent, dans le titre même de l'association, comme par exemple dans les associations *Carici-Centaureetum rupestris* Ht. 1931, *Seslerio-Caricetum humilis* Ht. 1956, *Bromo-Caricetum humilis* ŠUGAR 1969, *Saturejo-Caricetum humilis* TRINAJSTIĆ 1985, *Stipo-Caricetum humilis* TRINAJSTIĆ 1987, *Laserpitio-Caricetum humilis* ŠUGAR 1993 (HORVAT, 1962 ; HORVATIĆ, 1963 ; TRINAJSTIĆ, 1987 ; ZUPANČIČ *et al.,* 1986).

DISTRIBUTION ET SIGNIFICATION DE *CHRYSOPOGON GRYLLUS* EN CROATIE

L'autre espèce steppique, *Chrysopogon gryllus,* caractérise en Croatie la végétation de la région adriatique en occupant les surfaces de pacages méditerranéennes le long de la côte mais aussi des îles. Le fait que *C. gryllus* figure aussi dans le titre de plusieurs unités syntaxonomiques, tels que *Brachypodio-Chrysopogonetea, Scorzonero-Chrysopogonetalia* et *Chrysopogoni-Saturejon,* illustre clairement sa signification dans la végétation de Croatie. L'espèce est caractéristique de diverses unités syntaxonomiques à l'intérieur des unités mentionnées ci-dessus (HORVATIĆ, 1963 ; ZUPANČIČ *et al.,* 1986). Les surfaces qu'elle occupe sont utilisées soit comme pacages soit comme prairies qu'on fauche. L'aire de distribution de la plante est limitée presque entièrement à la côte et aux îles adriatiques. Dans les régions continentales elle n'occupe que quelques petites stations, dans les régions de Varaždin, Kalnik, Bilogora, Podravski peski, Medvednica et Gorski Kotar (ILIJANIĆ *et al.*, 1972 ; KRANJČEV, 1995).

Rare ou très rare vers les régions sud-occidentales de l'Europe, comme en France et en Suisse (BONNIER, 1934), et occupant certaines régions d'Italie principalement septentrionale (PIGNATTI, 1982), l'espèce est fréquente ou présente, sauf en Croatie, en Bosnie Herzégovine, Monténégro, Macédoine, Serbie, Grèce (HAYEK, 1923-1925), Bulgarie (JORDANOV, 1963), Hongrie (JAVORKA, 1924-1925), Roumanie (SAVULESCU, 1966), Russie et Ukraine (BODZILOVSKIJ, LAVRENKO, 1940), Turquie, Caucase, Syrie, Mésopotamie, Inde orientale et Australie (HEGI, 1909).

On a essayé d'expliquer l'aire de distribution de *C. gryllus* et d'un certain nombre d'autres espèces steppiques par les migrations nomades historiques, en classant l'aire de leur distribution comme antropochore (TRINAJSTIĆ, 1988). On connaît bien l'influence de l'homme dans la distribution de certaines plantes, surtout de plantes synanthropes, mais aussi des autres plantes. On sait par exemple que certaines plantes synanthropes, telles que les néophytes américaines *Erigeron canadensis,* apparues en Europe au XVIII^{e} siècle, ou *Helodea canadensis*, au XIX^{e} siècle, ont réussi à envahir de vastes surfaces d'Europe dans un assez bref laps de temps. Au contraire, on connaît certaines plantes introduites par l'homme qui n'ont pas élargi leur aire pendant des milliers d'années. Il s'agit par exemple des plantes importées sur certaines îles adriatiques de Croatie par les Grecs antiques comme *Arbutus andrachne* qui n'est présente qu'avec quelques pieds dans certaines localités des îles adriatiques, telles que Korčula, Mljet et Badija, connues comme des colonies grèques (GJIVOJE, 1969 ; BARČIĆ, 1974 ; VOLARIĆ-MRŠIĆ, 1977). Ces espèces, appelées hélénopaléophytes (TRINAJSTIĆ, 1975), sont restées dans le même milieu dans lequelles avaient été introduites pendant plus de 2000 ans. Bien qu'on puisse donc supposer que la vie nomade ait eu une grande influence sur la distribution de certaines plantes, surtout sur les plantes synanthropes, il semble difficile d'expliquer l'aire si vaste des espèces de pacage seulement par les migrations. En effet, en se basant sur plusieurs colonisations historiques d'espaces méditerranéens, on note que les migrations finissaient toujours par la colonisation des régions qui, par leur végétation, climat et paysage, étaient les plus semblables et les plus proches des régions d'origine des migrants. Ainsi les Phéniciens n'ont créé des colonies que dans la région méditerranéenne (*Lexikon der Antike*, 1979). Le même fait est valable aussi pour les grecs : ni les uns ni les autres n'ont jamais colonisé par exemple une région de hêtraie. Les hongrois, venant des steppes centrales asiatiques, se sont arrêtés en Europe juste aux bords de la région steppique qui s'étend depuis la Pannonie vers l'Asie orientale en forme de ceinture (PIGNATTI, 1984 ; GILJAROV, 1989 : Cartes de la distribution de la végétation sur le globe terrestre). De la même manière, on pourrait expliquer tant d'autres migrations jusqu'à nos jours. Il semble donc que la répartition de *C. gryllus* et surtout de *C. humilis,* mais aussi d'autres

Source : MNHN

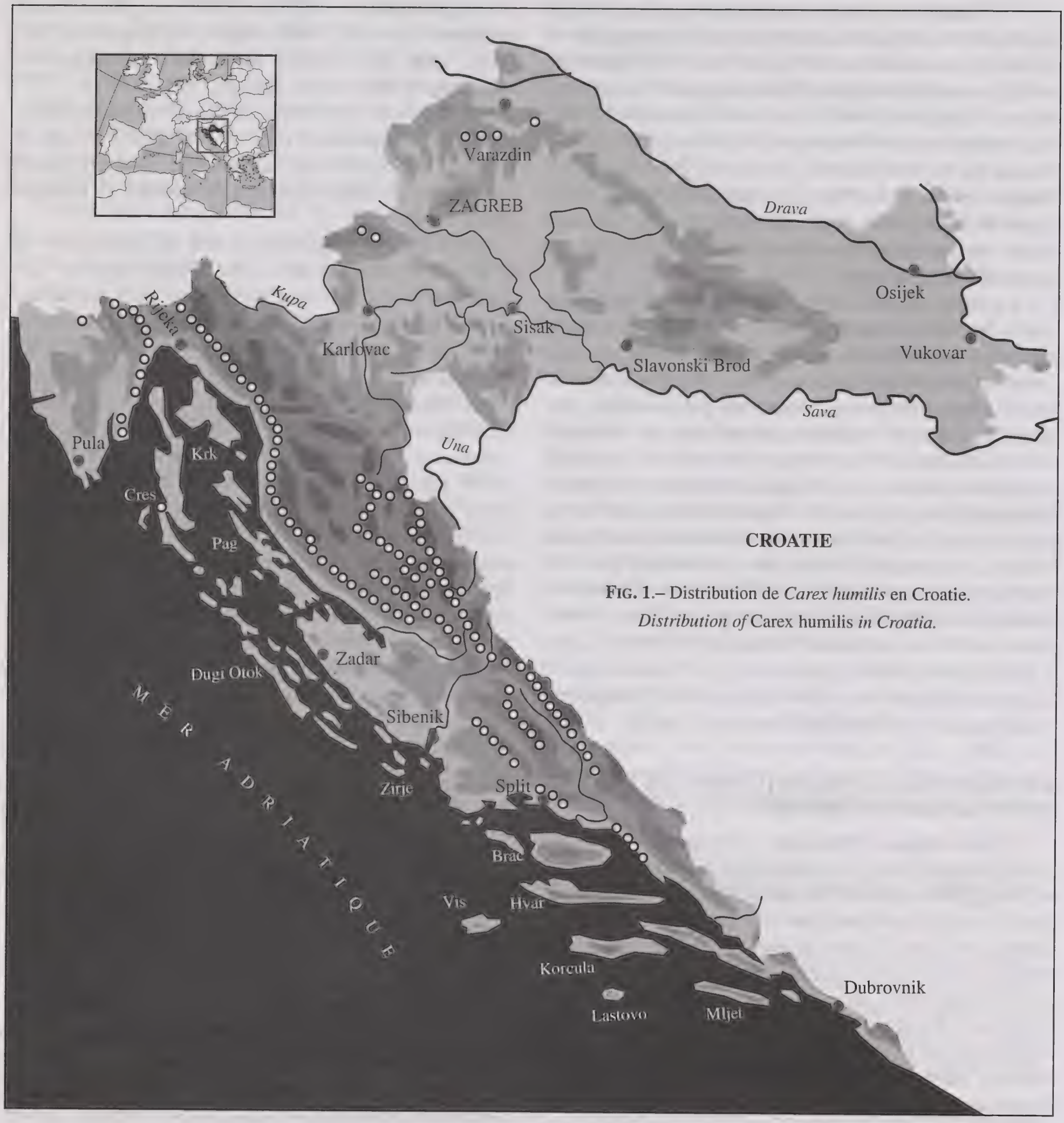


FIG. 1.– Distribution de *Carex humilis* en Croatie.
Distribution of Carex humilis *in Croatia.*

espèces steppiques et non-synanthropes, a précédé les migrations nomades.

En dehors des deux espèces mentionnées, dans la flore et dans la végétation de Croatie il y a encore des espèces steppiques, dont certaines d'entre elles jouent un rôle très important, telles que *Salvia pratensis* (fréquente), *Filipendula hexapetala* (fréquente), *Draba verna* (fréquente), *Asperula cynanchica* (fréquente), *Festuca vallesiaca, Koeleria splendens, Koeleria gracilis* (toutes les trois fréquentes), *Silene otites, Potentilla argentea, P. cinerea* (fréquentes), *Botriochloa ischaemum* (fréquente), *Herniaria glabra, Medicago lupulina* (fréquentes), *Odontites lutea* (fréquente), *Gagea pusilla, Avenastrum pubescens* (fréquentes), *Brachyodium pinnatum, Bromus erectus* (très fréquentes), *Stipa pennata* (assez fréquente), *Asparagus officinalis* (une seule localité, sur les dunes de Podravski peski dans la région pannonique).

Source : MNHN

CAREX HUMILIS ET *CHRYSOPOGON GRYLLUS* DANS LA VÉGÉTATION DES ALPES DINARIQUES

Aperçu syntaxonomique

FESTUCO-BROMETEA Br.-Bl. et Tx. 1943.
BROMETALIA ERECTI (W. Koch 1926) Br.-Bl. 1936.
Bromion erecti Br.-Bl. (1925) 1936.
Bromo-Plantaginetum mediae Ht. 1931.
subass. *caricetosum humilis* Ht. 1942.
Seslerietum kalnikensis Ht. 1942.
Molinio-Gladioletum Ht. 1954.
Festucion pseudovinae Ht. 1962.
Festucetum pseudovino-vallesiacae Ht. 1954.

BRACHYPODIO-CHRYSOPOGONETEA H-iaće (1956) 1958.
SCORZONERO-CHRYSOPOGONETEA H-iaće et Ht. 1956.
Chrysopogoni-Saturejon Ht. et H-iaće 1934.
Asphodelo-Chrysopogonetum grylli H-iaće (1956) 1958.
Festuco-Koelerietum splendentis H-iaće 1962.
Stipo-Salvietum officinalis H-iaće (1956) 1958.
Helichryso-Armerietum dalmaticae H-iaće 1962.
Narcisso-Asphodeletum Šegulja 1969.
Saturejo-Ischaemetum Ht. 1956.
Scorzonerion villosae H-iaće 1949.
Chrysopogoni-Euphorbietum nicaeensis H-iaće (1956) 1958.
Danthonio-Scorzoneretum villosae Ht. et H-iaće (1956) 1958.
Ononidi-Brometum condensati H-iaće 1962.
Andropogoni-Diplachnetum serotinae (= Botriochloo-Cleistogenetum s.) H-iaće (1963) 1965.
Festuco illyricae-Poëtum bulbosae Ht. 1956.
Scorzonero-Hypochoeretum maculatae H-iaće (1956) 1958.
CYMBOPOGO-BRACHYPODIETALIA H-iaće (1956) 1958
Vulpio-Lotion H-iaće 1960.
Chrysopogoni-Airetum capillaris H-iaćé (1956) 1958.
FESTUCO-SESLERIETEA Barbero & Bonin 1969.
FESTUCETALIA VALLESIACAE Br.-Bl. et Tx. 1943.
Seslerion tenuifoliae Ht. 1930.
Seslerio-Caricetum humilis Ht. 1930.

CONCLUSIONS

Il résulte clairement que les espèces steppiques, sans égard à leur fréquence, occupent surtout les régions dinariques et adriatiques, sont très présentes et qu'elles jouent un rôle très important dans la couverture végétale.

Bien que dans ce travail, on ne traite plus précisément que de *Carex humilis* et *Chrysopogon gryllus,* tandis que d'autres espèces n'ont été qu'à peine mentionnées, le fait que ces deux espèces figurent dans le titre même de plusieurs unités syntaxonomiques à une époque où leur distribution était peu connue, confirme leur signification dans la couverture végétale de Croatie.

Les espèces steppiques sont très présentes dans diverses associations dans le cadre de la classe *Festuco-Brometea*, de l'ordre *Scorzonero-Chrysopogonetalia* et des alliances de *Chrysopogoni-Saturejon, Scorzonerion villosae, Bromion erecti* et *Seslerion tenuifoliae.* Quant à l'essai de lier la distribution de certaines espèces steppiques en Europe aux migrations nomades historiques, les arguments présentés ici indiquent que la distribution de ces espèces ont précédé les migrations nomades.

BIBLIOGRAPHIE

ADLER, W., OSWALD, K. & FISCHER, I., 1994.– *Exkursionsflora von Österreich.* Verlag E. Ulmer, Stuttgart u. Wien.

ALEHIN, V. V., 1944.– *Geografija rastenij.* Sovjetskaja nauka. Moskva.

BARČIĆ, B., 1974.– Flora otočića Badije., *Acta Bot. Croat.*, 33 : 191-203.

BODZILOVSKIJ, E., I. (ed) & LAVRENKO, E.M. (ed. II. t), 1940.– *Flora URSR.* Akademija nauk URSR, Kijev.

BONNIER, G., 1934.– *Flore complète illustrée de France, Suisse et Belgique.* Neuchâtel-Paris-Bruxelles.

CLAPHAM, A.R., TUTIN, I.G. & WARBURG, E.F., 1962.– *Flora of the British isle.* Cambridge at the University Press.

CSÚRÖS-KÁPTALAN, M., 1970.– *Stadiul actual al cercetarilor fitocenologice din Transilvania.* Contributii Botanice : 247-270, Univer. "Babes-Bolyai" Din Cluj, Gradina Botanica, Cluj-Napoca.

DOSTÁL, J., 1950.– Květana ČSSR. Praha.

GAJIĆ, M.R., 1984.– Florni elementi SR Srbije. *In* : *Vegetacija SR Srbije,* I : 317-397. Srpska akademija nauka i umetnosti, Odel jenje prir.-mat. nauka, Beograd.

GARCKE, A., 1972.– *Illustrierte Flora. Deutschland und angrenzender Gebiete.* 23. auflage, Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg

GILJAROV, M., S., 1989.– *Biologičeskij enciklopedičeskij slovar. Sovjetskaja enciklopedija*, Moskva.

HAYEK, A., 1932-1933.– *Prodromus florae Peninsulae Balcanicae, III.* Dahlem bei Berlin.

HEGI, G., 1909.– *Illustrierte Flora von Mitteleuropa,* I. Carl Hanser Verlag, München.

HESS, H. E., LANDOLT, E. & HIRZEL, R., 1967.– *Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete,* bd, I. Birkhauser Verlag, Basel und Stuttgart.

HORVAT, I., 1931.– Vegetacijske studije o hrvatskom planinama, I. Zadruge na planinskim goletima. *Rad Jugosl. akadem.,* 238 : 1-96, Zagreb.

HORVAT, I., 1962.– Vegetacija planina Zapadne Hrvatske. *Prirodosl. istraz. 30, Acta Biolog.* II, Jugosl. akad., Zagreb.

HORVATIĆ, S., 1963.– Vegetacijska karta otoka Paga s općim pregledom vegetacijskih jedinica Hrvatskog primorja. *Prirodosl. istraž. 33, Acta Biolog.* IV, Jugosl. akad., Zagreb.

ILIJANIĆ, LJ., GAŽI-BASKOVA, V. & TOPIĆ, J., 1972.– Grasslands Containing *Chrysopogon gryllus* in Continental Regions of West Croatia. *Acta Bot. Croat.,* 31 : 155-164, Zagreb.

JAVORKA, S., 1924-1925.– *Magyar flora.* Budapest.

JORDANOV, D., 1963 (ed.).– *Flora na narodna republika Blgarija,* I. Izdateljstvo na blgarskata akademija na naukite, Sofija.

KOLBEK, J., 1986.– *Festuco-Brometea.* Bibliographia syntaxonomica čechoslovaca ad annum 1970, *11*, Botanický ústav ČSAV, Průhonice.

Source : MNHN

KRANJCEV, R., 1995.– *Priroda Podravine.* Mali Princ, Koprivnica.
LAVRENKO, E.M., 1954.– Les steppes de la région steppique eurasienne. *In : Voprosi botaniki (Essais de Botanique)*, I. Akademija nauk SSSR, Moskva-Leningrad
MEUSEL, H., 1964.– *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäische Flora.* Gustav Fischer Verlag, Jena.
PIGNATTI, S., 1982.– *Flora d'Italia, III.* Edagricole, Bologna.
REGULA-BEVILACQUA, LJ., 1991.– Beitrag zur Flora des Gebeites von Krapina, Radoboj und des Gebürgszuges Strahinscica in Hrvatsko Zagorje. *Acta Bot. Croat.,* 50 : 115-127, Zagreb.
SAVULESCU, I., (ed), NYARADY, E.I., (ed. t. XI) 1966.– Flora Republicii Socialiste Romania, XI. Academia Rep. Soc. Romanie, Bucureşti.
SCHLOSSER, J.K. & VUKOTINOVIČ, L. J., 1869.– *Flora Croatica.* Jugosl. akad., Zagreb.
SOÓ, R, 1959.– Systematischen Übersicht der panonischen Pflanzengeselschaften II. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.,* 5 : 473-500.
SZAFER, W., 1959.– *Szata roslinna polski, I, II.* Panstwowe wydawnictwo naukowe, Warszava.
ŠUGAR. I., 1972.– *Biljni svijet Samoborskog gorja, Disertacija* (mscr.). Prir.-mat. fak., Zagreb.
ŠUGAR. I., 1982.– *Vegetacijska karta Hrvatske, list Zagreb 1, 1:50 000,* rukopis. Zav. za farmac. bot. Farmac.-biokem. fak., Zagreb.
TRINAJSTIĆ, I., 1987.– Sintaksonomski pregled zajednica planine Biokovo. *Acta Biokovica, 4* : 143-174, Makarska.
TRINAJSTIĆ, I., 1988.– Über Ursprung und Genesis der floristichen Zusammensetzung der Trockenrasen und -Weiden im Ostalpin-dinarishen raum. *Atti del Simp. Soc. estalp.-din. Fitosoc.,* 57-60, Feltre.
VOLARIĆ-MRŠIĆ, I., 1977.– Nalazište vrste *Arbutus andrachne* L. na otoku Mljetu. *Acta Bot. Croat.,* 36 : 177-178.
WALTER, H., STRAKA, H., 1970.– *Arealkunde.* Stuttgart.
ZIEGLER, K. & SONTHEIMER, V. (ed) 1979.– *Lexikon der Antike.* Der kleine Pauly, München (s. v. *Phoiniker*).
ZUPANČIČ, M., JOVANOVIĆ, B., LAKUŠIĆ, R., RIZOVSKI, R. & TRINAJSTIĆ, I., 1986.– *Prodromus phytocenosium Jugoslaviae.* Naučno vijeaćee vegetacijske karte Jugoslavije, Bribir-Ilok.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 207-214

ROCHE-MÈRE, SOL ET VÉGÉTATION DU MASSIF DE L'EDOUGH : SEGMENT DE LA CHAÎNE ALPINE DE L'ALGÉRIEN ORIENTALE*

Abderrahmane TOUBAL[1] & Oumessaad TOUBAL[2]

[1]*Institut des Sciences de la Terre et*
[2]*Institut des Sciences de la Nature, Université d'Annaba, BP 12, Annaba, Algérie.*

SUMMARY
(original scientific paper)

PARENT-ROCK, SOIL AND VEGETATION OF THE EDOUGH MOUNTAIN: SEGMENT OF THE ALPINE CHAIN IN NORTH-EASTERN ALGERIA.
*The Edough mountain make up the most northern segment of the alpine chain in north-eastern Algeria. It is a diversified metamorphic plinth covered with sedimentary rocks and crossed by volcanics ones. The variety of lithologicals facies, under active pedogenesis, favoured by a silicious substrat and hight humidity, gives acids soils wich agree with forestry vegetation (*Quercus suber *and* Quercus canariensis*). Studies of plant formations and typology of soils make clear links between them.*

KEY WORDS: Parent-rock - Soil - Vegetation - Algeria.

RÉSUMÉ
(travail original)

Le massif de l'Edough (1 008 m) constitue le segment le plus septentrional de la chaîne alpine de l'Algérie orientale. Il s'agit d'un socle métamorphique diversifié, représenté par les gneiss, micaschistes, amphibolites et cipolin et par une couverture formée de flyschs, grès et argilites. L'ensemble est traversé par des granites, diorites, et andésites. L'éventail des faciès lithologiques donne, sous l'effet d'une pédogenèse active, favorisée par la nature siliceuse de la roche-mère et une pluviométrie élevée (1 200 mm), des sols pour la plupart acides, à vocation forestière. La végétation est représentée essentiellement par les groupements à Quercus suber *et à* Quercus canariensis. *Leur étude, ainsi que la typologie des sols, fait ressortir quelques interactions possibles entre le substrat, le sol et la végétation.*

MOTS CLÉS : Roche-mère - Sol - Végétation - Algérie.

INTRODUCTION

L'Edough fait partie de la chaîne alpine de l'Algérie orientale née de la collision de la plaque africaine et de la plaque européenne. Comme pour les Alpes, l'édification de cette orogène s'est faite au cours de l'Éocène et du Miocène, en plusieurs étapes ou "phases alpines". Cette branche du système alpin s'étend de Tanger à Bizerte sur près de 2000 km; certains auteurs lui donnent le nom de "Maghrébides".

Le massif de l'Edough est également inclus dans un bloc biogéographique homogène qu'est la zone du littoral Algéro-Tunisien ou "zone numidienne" ; il forme un promontoire en avant de la côte de l'Algérie orientale, ancienne île rattachée au continent par les sédiments pliocènes recouvrant la dépression dont le lac Fetzara occupe le centre. C'est la région la plus humide d'Afrique du Nord (précipitations supérieures à 1 200 mm), avec des sols acides à vocation forestière, constituée essentiellement de groupements à *Quercus suber* et *à Quercus canariensis* qui appartiennent aux bioclimats subhumide chaud et humide tempérés (TAB. I).

La richesse floristique est consécutive à la diversité du milieu. Dans ce travail, les auteurs tentent de faire ressortir les relations possibles entre les faciès lithologiques, les types de sols et les groupements végétaux s'y rapportant.

LA ROCHE - MÈRE

Selon BOUDY (1952), le support géologique joue un rôle plus important que le profil pédologique, le sol forestier ayant été détruit par la dégradation (incendie, ruissellement consé-

* Manuscrit reçu le 12 novembre 1996; version révisée acceptée pour publication le 29 décembre 1997.

Source : MNHN

TABLEAU I.– Variables climatiques et bioclimatriques des stations.
Climatics and Bioclimatics variables.

Stations	Altitude (m)	M	m	P	Q	i	Bioclimats
Annaba	20	29,8	7,8	750	117	85	subhumide chaud
Chétaibi	20	8,6	31,6	949	141	84	humide chaud
Cap de Garde	161	8,4	31,2	696	104	87	subhumide chaud
Séraïdi	860	26,2	3,8	995	154	82	humide tempéré

M. = moyenne des maxima du mois le plus chaud (°C) ; m = moyenne des minima du mois le plus froid (°C) ; P = précipitations moyennes annuelles (en mm) ; Q = quotient pluviothermique d'Emberger (1971) ; i = indice xérothermique de Gaussen (en jours).

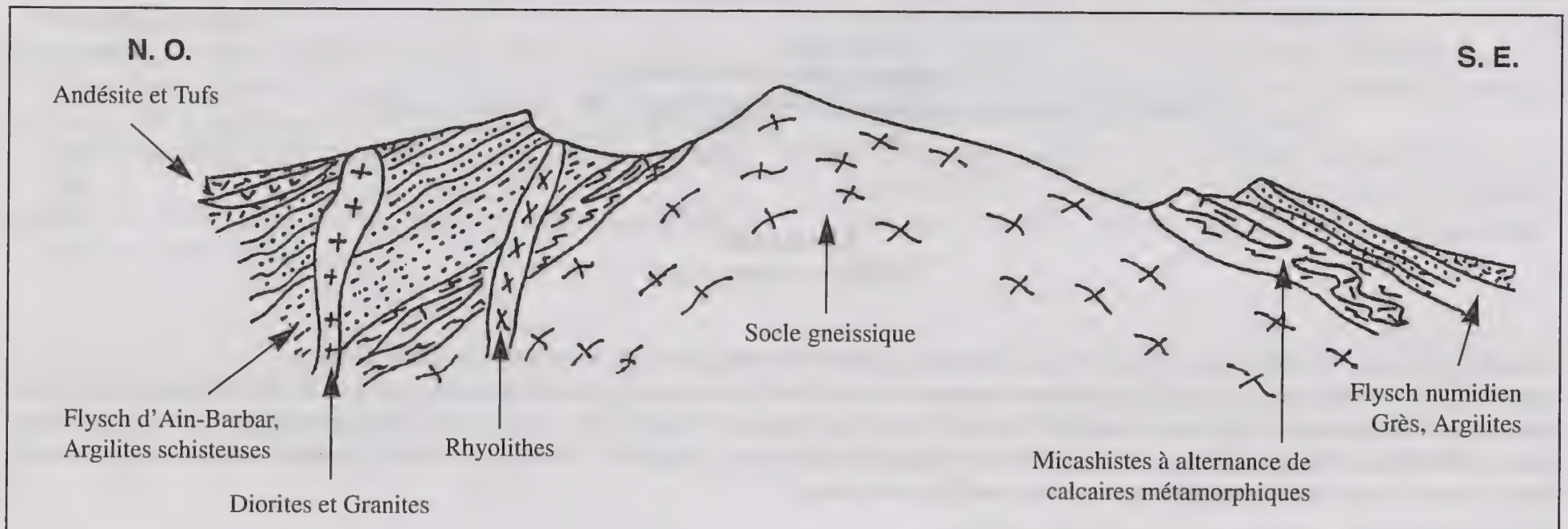


FIG. 1.– Coupe schématique géologique à travers d'Edough.
Geological schematic cut under Edough mountain.

cutif au surpâturage et défrichement). L'étude géologique faite par HILLY (1962) a été complétée par nos soins pour les points de détail. Dans l'ensemble, le massif de l'Edough correspond aux affleurements suivants (FIG. 1) :

• Un socle métamorphique constitué essentiellement par des gneiss, micaschistes, amphibolites et cipolins. Il existe des intercalations de calcaires et de dolomies métamorphiques interstratifiées dans les séricitoschistes et micaschistes à grenat. Cette série métamorphique est considérée comme précambrienne à paléozoïque inférieur.

• Une couverture constituée par des roches sédimentaires avec, en particulier le flysch numidien, alternance de grès et d'argilites. Le flysch de Aïn-Barbar peu gréseux, est plus riche en argilites. Suite à l'érosion différencielle, ce flysch argilo-gréseux forme de gros bancs, des éboulis et des colluvions qui ne portent pas de végétation ou simplement un maquis à base de ciste, calycotome et thym. À Koudiet Hazamet, les grès forment une ceinture de corniches à partir desquelles se développent de véritables langues d'éboulis en éventail.

• Une série de roches magmatiques constituée par des granites, diorites, ainsi que leurs équivalents effusifs, rhyolites, andésites et tufs. Cet ensemble recoupe le socle et sa couverture.

TABLEAU II.– Analyse chimique des roches (%).
Chimical analysis of rock (%).

	SiO_2	Fe_2O_3	CaO	MgO
Gneiss	72,6	1,7	1,8	0,2
Amphibolite	47,5	6,7	14,2	5,9
Micro-granite	68,5	0,7	1,8	2,1
Diorite	55,6	2,9	6,7	3,5
Schistes à grenats	59,1	6,2	0,9	0,6
Séricitoschistes	52,6	4,3	1,1	0,3
Marnes	62,5	–	0,8	2,2
Calcaires dans gneiss	–	–	53,3	1,8
Calcaires dans micaschistes	–	–	53,5	2,4

• Les formations superficielles récentes plioquaternaires se développent sur ces séries. Elles donnent des arènes gneissiques et granitiques, des grès dunaires, des cailloutis, des alluvions des vallées et des plaines. Le tableau II présente une idée de la composition chimique des roches, il contient des analyses chimiques effectuées par le laboratoire du Service des Mines algérien (HILLY, 1962).

La diversité du relief et de la lithologie est à l'origine de la variété des sols et des groupements végétaux rencontrés.

Source : MNHN

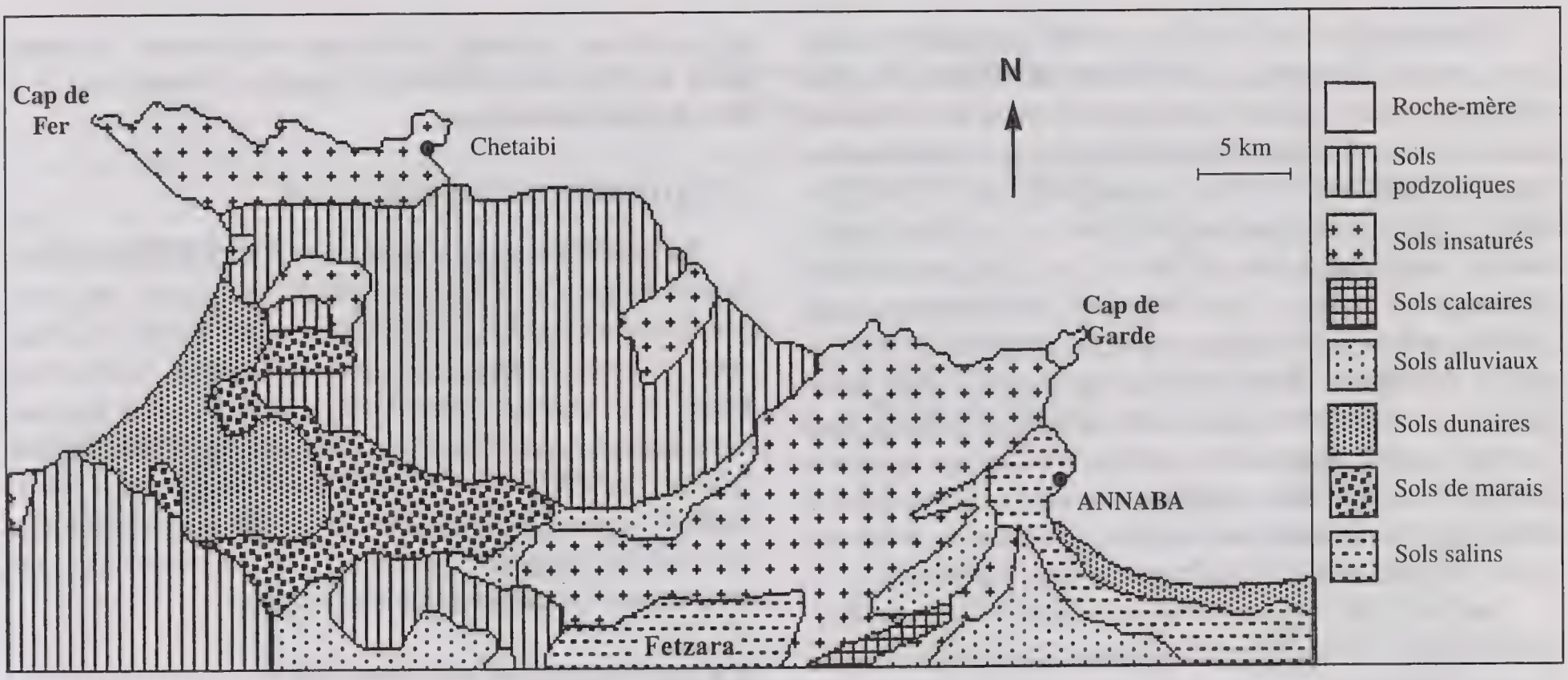


FIG. 2.– Carte des sols de l'Edough. *Map of soils in Edough mountain.*

LE SOL

La superposition de la carte des sols (DURAND, 1954) et de la carte géologique (HILLY, 1962), donne une idée (FIG. 2) de la correspondance entre roche-mère et type de sol. Ainsi, les sols insaturés viennent sur les roches siliceuses (gneiss, micro-granite, diorite, andésite) et les roches ferromagnésiennes (argilites, amphibolites, pyroxénites et micaschistes); les sols calcimorphes viennent sur roches calcaires (calcaire métamorphique et micaschistes imprégnés de calcaire), les sols podzoliques occupent les grès numidiens essentiellement.

Les substrats siliceux (TAB. III) donnent des sols acides, fortement humifères, assez profonds qui s'apparentent à des sols bruns forestiers et des sols bruns lessivés. L'humidité stationnelle jointe à l'acidité détermine parfois des sols à tendance podzolique, surtout sur grès numidiens. L'examen du profil type montre un horizon A_1 assez épais (40 cm) riche en matière organique. L'horizon B, zone claire, sablo-limoneuse, de couleur beige-ocre, produit de l'altération de la roche-mère sous climat humide, peut atteindre 2,5 m de profondeur : Ces sols se sont formés par lessivage qui met en évidence le départ des bases et la migration des colloïdes minéraux et parfois même organiques (cas des podzols). Il a été rarement observé un horizon d'accumulation de fer et d'argile bien individualisé. Durand (1954) indique que l'accumulation des colloides dans ces sols est due à une diminution de la perméabilité de la roche-mère ; dans le cas des sables provenant de l'altération des grès, cet horizon se trouve en aval là où les sols sont plus argileux et les eaux plus riches en matière organique.

Les sols profonds et les arènes gneissiques, granitiques et gréseuses n'ont pu se développer que sous l'altération chimique qui traduit une hydrolyse des silicates et leur transformation en sables (quartz et micas) et argiles blanches type kaolinite. Le lessivage est ainsi compensé par la minéralisation. Mais lorsque le couvert végétal est enlevé ou dégradé, c'est l'altération mécanique qui l'emporte et le sol est entraîné parfois totalement. C'est la rhéxistasie d'Erhart (1967).

En Kroumirie, DEBAZAC (1959) rapporte de tels profils à des sols bruns plus ou moins lessivés selon la dégradation du couvert végétal, et signale leur caractère podzolique. Ces mêmes types de sols ont été également étudiés par DIMANCHE et SCHOENENBERGER (1970) qui individualisent un humus de type mull sous le chêne-zéen et de type moder sous le chêne-liège. Ces auteurs considèrent le sol brun lessivé comme le sol-climax de la forêt de chêne-zéen et le sol podzolique comme faciès de dégradation des sols lessivés (l'horizon B cendreux sableux profond en est la caractéristique).

SELMI (1985) a étudié la description et le fonctionnement de l'écosystème forestier caractéristique de la Kroumirie, la suberaie-zéenaie, en relation avec le sol développé sur grès numidien. Il apparaît que "le matériau argilo-sableux de ce dernier caractérise la planosolisation ou "processus-climax", dont l'intensité pédogénétique serait d'une grande influence sur les relations réciproques sol-végétation, le fonctionnement et la stabilité des peuplements forestiers". L'auteur signale par ailleurs, que cette planosolisation serait différente des évolutions planosoliques tempérées acides décrites par BAIZE (1983). D'après ce dernier, il semblerait que la caractéristique écologique la plus souvent signalée comme associée à l'existence des planosols est l'alternance de saisons sèches et de saisons pluvieuses, comme c'est le cas en Algérie nord-orientale.

Source : MNHN

DUCHAUFOUR (1972) in BAIZE (1983) considère pour sa part, que les planosols caractérisent les climats de type méditerranéen à saisons contrastées. La seule constante dans tous les planosols semble bien être une sursaturation hydrique (MORRAS, 1978) in BAIZE (1983), qu'elle soit plutôt d'origine climatique ou plus liée au caractère imperméable de la roche-mère. C'est ce que l'on observe dans l'Edough sur gneiss et grès numidien, où les niveaux argileux imperméables entraînent un mauvais drainage lors des pluies anormales. Pour Souchier (communication orale, 1986), "l'interprétation de ces sols sur grès numidiens, dans cet étage, serait plutôt une évolution vers l'appauvrissement en argile des horizons supérieurs, notamment par érosion sélective, et on doit rapprocher cette évolution du processus de la "planosolisation" plutôt que de la podzolisation".

Selon DUCHAUFOUR (1983), le climat de type méditerranéen est particulièrement favorable à la rubéfaction et à la fersiallitisation ; le premier processus opère sur les roches schisteuses riches en fer et les roches éruptives basiques ferromagnésiennes, la rubéfaction se faisant plus rapidement, les roches n'étant pas très carbonatées. Mais sur les calcaires durs qui exigent une pluviométrie plus élevée, la rubéfaction est plus longue. Le résultat en est la formation de sols rouges fersiallitiques (deuxième processus). Ainsi sur micaschistes avec des intercalations de calcaire métamorphique, la structure est limono-argileuse, les sols sont plus équilibrés, à tendance calcicole et parfois rouges fersiallitiques. Sur amphibolites, pyroxénite et micro-granite, les sols sont rouges fersiallitiques acides et quelquefois lessivés. Les cipolins donnent des sols nettement calcicoles à 40 % de $CaCO_3$; se sont des sols rouges calcimagnésiques ou des paléosols à terra-rossa, situés le plus souvent sur dunes fossilisées (Bouhamra, Cap de Garde).

LES PRINCIPALES FORMATIONS VÉGÉTALES ET LEUR PARTICULARITÉS FLORISTIQUES

S'étalant entre 0 et 1008 m d'altitude, l'Edough présente (TAB. III) trois étages de végétation (TOUBAL, 1986) définis par OZENDA (1975).

L'ÉTAGE THERMOMÉDITERRANÉEN

La partie inférieure est nettement thermophile et se caractérise par les groupements à oléastre et lentisque (avec un niveau à myrte et un autre à caroubier) qui donne les formations à *Euphorbia dendroides* et à *Anthyllis barba-Jovis* sur le littoral et, plus à l'intérieur et en bas de pentes, le groupement à *Ziziphus lotus* sur sol acide et le groupement à *Chamaerops humilis* sur les basses collines à sol rouge calcaire. Cet étage contient également le faciès thermophile de la suberaie (suberaie à lentisque et oléastre). Il correspond au bioclimat subhumide chaud et s'étale entre 0 et 400 m d'altitude environ.

L'ÉTAGE MÉSOMÉDITERRANÉEN

La partie moyenne s'étage de 400 m à 850 m environ, dans le bioclimat subhumide tempéré et humide ; on y rencontre les groupements à *Quercus suber* et ceux à *Pinus pinaster* (plésioclimax) (TOUBAL & TOUBAL, 1995). Une partie de la chênaie mixte à *Quercus suber* et à *Quercus canariensis* (= chêne-zéen) s'y rencontre également sur sols profonds de dépression à bon bilan hydrique, ainsi que le faciès à *Cerasus avium*. *Quercus coccifera* existe sur substrat sableux souvent en mélange avec le chêne-liège, qui possède une grande amplitude écologique.

L'ÉTAGE SUPRAMÉDITERRANÉEN

La partie supérieure entre 850 m à 1008 m subit le bioclimat humide frais. C'est le début du supraméditerranéen, domaine de la chênaie caducifoliée à *Quercus canariensis*, faciès à *Castanea sativa* ; des traces du pollen de cette espèce (spontané ?) ont été trouvées dans les cendres volcaniques pliocènes du Hoggar (MALEY, 1981) in TOUBAL (1986). Dans cet étage et sur rhyolite, *Cerasus avium* donne une formation monospécifique. *Quercus canariensis* constitue le climax de la région ; c'est une espèce qui arrive tout juste à se maintenir actuellement et qui ne progresse pas en raison des perturbations anthropiques. *Ilex aquifolium* et *Alnus glutinosa* occupent la ripisylve qui se prolongera plus bas aux étages inférieurs par *Fraxinus oxyphylla* et *Populus alba* et *Ulmus campestris*. *Pinus pinaster* et *Alnus glutinosa* sont ici à la limite de leur extension vers le sud.

Les limites entre les étages ne sont pas aussi tranchées. Dans les zones d'interférences les essences peuvent cohabiter donnant des groupements mixtes (chêne-liège-chêne-zéen et chêne-liège-pin maritime). À côté des groupements climaciques existent des groupements de dégradation consécutifs au pâturage, défrichement et incendie, pour ne citer que le maquis à *Erica arborea, Myrtus communis* et *Arbutus unedo* et les formations monospécifiques à physionomie particulière, telles les cistaies à *Cistus monspeliensis*, la formation à *Genista numidica,* la lande à *Pteridium aquilinum.*, la juniperaie à *Juniperus occycedrus*, la chamaeropaie à *Chamaerops humilis*, la ziziphaie à *Ziziphus lotus*, l'halimaie à *Halimium halimifolium*, l'anthyllidaie à *Anthyllis-barba-Jovis* et le maquis bas à Génistées, Cistées et Ericacées, analogue à la lande à Ericacées décrite par DEBAZAC (1959) en Kroumirie.

Environ 350 espèces ont été inventoriées dans le massif de l'Edough ; les caractéristiques palynologiques d'une partie d'entre-elles sont à l'étude.

Source : MNHN

TABLEAU III.– Les étages de végétation et leur contenu floristique synthétique.
Vegetation levels and their synthetics floristics contents.

	Supraméditerranéen	Mésoméditerranéen	Thermoméditerranéen
Strate arborescente	*Quercus canariensis* *Cerasus avium* *Castanea sativa* *Quercus suber* *Alnus glutinosa*	*Quercus suber* *Pinus pinaster* *Cerasus avium* *Quercus canariensis* *Alnus glutinosa* *Fraxinus oxyphylla*	*Ceratonia siliqua* *Olea europaea*
Strate arbustive	*Ilex aquifolium* *Crataegus monogyna* *Rubus incanescens* *Pteris aquilina* *Cytisus triflorus* *Laurus nobilis*	*Quercus coccifera* *Cytisus triflorus* *Viburnum tinus* *Arbutus unedo* *Cistus salvifolius* *Erica arborea* *Erica scoparia* *Lavandula stoechas* *Myrtus communis* *Pteris aquilina* *Daphne gnidium*	*Pistacia lentiscus* *Olea europaea* *Rhamnus alaternus* *Juniperus oxycedrus* *Calycotome villosa* *Ampelodesmos tenax* *Chamaerops humilis* *Teucrium fructicans* *Euphorbia dendroides* *Erica multiflora* *Anthyllis barba-Jovis* *Ziziphus lotus* *Thymus numidicus* *Tamarix africana*
Strate herbacée	*Geranium lanuginosum* *Campanula rapunculus* *Tamus communis* *Hypericum androsaemum* *Allium triquetrum* *Asplenium Adiantum-nigrum* *Viola sylvestris* *Osmonda regalis*	*Scilla aristida* *Chlora grandiflora* *Umbelicus pendulina* *Ruscus hypophyllum* *Lonicera implexa* *Andryala nigricans* *Centaurium umbellatum* *Ophris fusca* *Cyclamen africanum*	*Sedum coeruleum* *Daucus carota* *Avena sterilis* *Lagurus ovatus* *Trifolium stellatum* *Cichorium inthybus* *Smilax aspera* *Thymelea hirsuta* *Linum numidicum*

RELATIONS ROCHE-MÈRE, SOL ET VÉGÉTATION

La toposéquence de Cap de Fer à Bouhamra, illustre les correspondances entre la roche-mère, le sol et la végétation, (FIG. 3) ; les cartes des unités de végétation, (Séraidi, Chétaibi, Cap de Fer, Cap de Garde et Annaba) ont été superposées aux cartes géologiques, existantes, par exemple Séraidi (SELIGMAN et FISCHEUR, 1901), ce qui a permis d'établir des corrélations avec les observations géologiques directes et ponctuelles de terrain, puis de compléter par des analyses de sols.

Les sols bruns humifères profonds, se trouvent essentiellement sur gneiss ; ils portent la forêt-climax de chêne-liège et de chêne-zéen, ainsi que le faciès à châtaignier et le groupement à pin maritime. Ce sont des sols à texture limono-argileuse (TABL. IV) à limono-sableuse assez riche en matière organique et à pH moyennement acide. L'horizon supérieur, quand il est sableux, (arène gneissique) est favorable à *Erica scoparia* ; le sous -bois, à base d'*Erica arborea* et *Arbutus unedo*, est puissant.

Le flysch numidien porte des sols bruns lessivés à bruns podzoliques. Dans les endroits où les bancs de grès affleurent, on ne rencontre de véritables forêts de chêne-liège que dans les poches d'accumulation d'argile où elles constituent des stations reliques. Ici, la zênaie n'occupe que les talwegs orientés N. NW, ou alors elle est en mélange avec la suberaie ; les autres parties gréseuses sont occupées par des arbres dispersés ou simplement par un maquis de dégradation correspondant à un faciès podzolique des sols lessivés. Le maquis le plus fréquent est à base d'*Erica arborea*, *Myrtus communis*, *Lavandula stoechas, Thymus numidicus* ; *Halimium halimifolium* vient surtout sur sable meuble. Sur argilites, les sols sont profonds. Ils donnent, en altitude, des chêne-lièges et des chêne-zéens à gros tronc, et, sur pentes orientées nord, le faciès à *Pteridium aquilinum*.

Sur les reliefs pentus (granite, gneiss et micaschistes à grenat), à sols lessivés par l'érosion, on trouve essentiellement une formation monospécifique à *Genista numidica*. Les terres lourdes marneuses, en voie de rubéfaction (Bellelieta), sont occupées par une population de *Chamaerops humilis*. A Cap de Garde, le cipolin donne le paléosol à terra rossa sur lequel

Source : MNHN

Tableau IV.– Correspondance roche-mère, sol et végétation.
Correspondance between rock, soil and vegetation.

Roche-mère	Formation végétale	pH	T	C	M. O	Type de sol
Gneiss	*Quercus suber*	5,3	L-A	1,2	2,0	brun humifère
	Quercus canariensis			1,8	3,2	
Grès numidien	*Quercus suber*	6,0	L-S	2,1	3,6	brun lessivé à brun podzolique
Micaschistes	*Olea europaea*	6,1	L-S	0,9	1,6	brun lessivé
	Pistacia lentiscus					
Grès numidien	*Quercus coccifera*	6,6	L-S	0,2	0,3	lessivé acide
Calcaire métamorphique	*Euphortbia dendroides*	8,5	L-S	1,1	1,9	paléosol à terra-rossa
Marnes	*Olea europaea*	6,9	L-S	1,8	3,2	fersiallitique acide
	Pistacia lentiscus					
Gneiss	*Ziziphus lotus*	6,8	L-S	0,5	0,8	lessivé acide
Calcaire métamorphique	*Chamaerops humilis*	7,5	A-L	1,2	2,06	rouge calcimagnésique
Alluvions actuelles	Ripisylve à *Alnus glutinosa*	8,2	S-L	1,1	1.9	alluviaux

T = texture ; C = carbone ; M.O. = matière organique (en % de terre fine).
Les analyses ne concernent que le premier horizon.

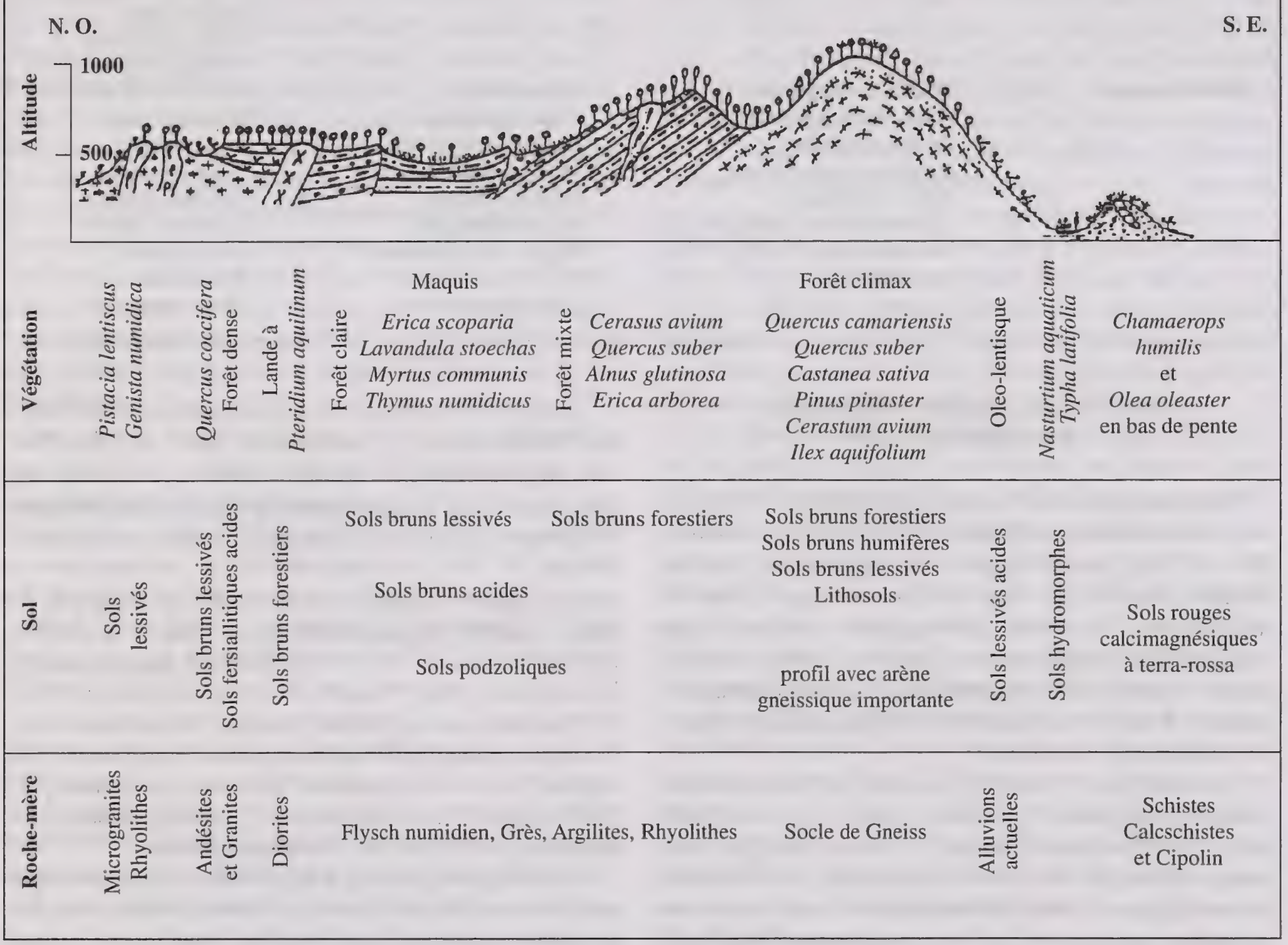


Fig. 3.– Toposéquence montrant les correspondances roche-mère-sol- végétation.
Toposequence of the correspondance between rock, soil and vegetation.

Source : MNHN

prospère *Euphorbia dendroides*. Cette espèce pionnière, colonise les carrières abandonnées, occupe les sols squelettiques, les falaises et constitue un stade de reconquête du milieu. Par son système radiculaire puissant, elle contribue à la pédogenèse. *Anthyllis barba-Jovis* vient sur le littoral, sur éboulis et rocailles inclinées ; *Ziziphus lotus*, s'installe sur sol lessivé de bas de pentes, sur substrat limono-sableux, pauvre en matière organique et sur décombres (micaschistes, gneiss).

Les andésites et les amphibolites donnent des profils à pH neutre et à matière organique importante. Ce sont des sols bruns humifères qui portent des forêts denses de *Quercus suber* avec *Quercus canariensis* en arbres isolés. Les dunes anciennes consolidées sont favorables à *Quercus coccifera*. À Aïn-Mokra, les dunes consolidées à nappe phréatique peu profonde, sont occupées par *Quercus suber*. Proche d'une agglomération et pâturée, cette suberaie a un sous-bois pauvre ; on y trouve des espèces indicatrices de perturbations anthropiques telles *Calycotome spinosa* et *Asphodelus microcarpus*.

Les dunes vives du littoral sont fixées par *Euphorbia paralias*, *Retama monosperma*, *Ammophila arenaria*, *Juniperus oxycedrus* et *Halimium halimifolium*. Les bas de pentes argileuses sont occupées par la formation à oléoastre et lentisque. Dans l'oued Kébir, gêné dans son embouchure par les dunes récentes (HILLY 1962), nous avons pu observer une large dépression créée en zone de méandre qui porte une végétation hygrophile constituée entre autres de *Trapas natans* (châtaigne d'eau). Plus à l'intérieur, sur relief plat et sol tourbeux des zones inondés, quelques aulnaies à *Alnus glutinosa* existent.

Les marécages sont occupés par les alluvions actuelles et portent une végétation spécifique (*Nasturtium aquaticum, Juncus acutus, Phragmites communis, Thypha latifolia, Tamarix africana, Veronica-anagallis aquatica*), les dépressions salées porte une végétation halophile (*Scirpus, Hordeum, Salicornia, Atriplex*.). Les sols peu évolués d'apport fluvial, de bordure d'oued sont colonisés par *Alnus glutinosa, Fraxinus oxyphylla, Populus alba, Ulmus campestris, Phytolacca americana, Vitex- cactus, Stellaria media* etc. Pour les sols de frênaie - aulnaie, GEHU-FRANCK ET AL (1988) parlent de sols alluviaux à hydromull. Dans les ravins humides, *Physospermum acteaefolium* est assez présente.

CONCLUSIONS

Le sol revêt une importance particulière de par sa situation d'interface entre le substrat géologique et la végétation. La modification par l'homme de la végétation naturelle, amène une transformation de la pédogenèse qui s'éloigne progressivement du climax : il y a acidification, favorisée par la nature de la roche-mère siliceuse. L'humidité, la topographie et la géomorphologie jouent également un rôle important, ainsi que les conditions microclimatiques. Lorsque la dégradation s'accentue (défrichement, ruissellement), la végétation est détruite, le sol emporté et la roche-mère peut affleurer complètement.

La différenciation de la végétation répond d'abord à un faciès lithologique et son profil tient à un degré d'évolution du sol (brun humifère à lessivé acide). Certaines formations, par contre, sont fidèles à une texture du sol, même si elles sont indifférentes à sa nature chimique (*Halimium halimifolium, Quercus coccifera*).

Pour LOISEL (1988), "la diversité des réponses de la végétation est en particulier liée à la diversité d'évolution des sols et notamment des éléments se rapportant à la matière organique". Avec les données phytosociologiques, l'analyse physico-chimique des profils du sol sert de base à la typologie des stations forestières (GEHU-FRANCK *et al.*, 1988). BRETHES (1988) a établi une clé de détermination des types de stations.

Proche d'une agglomération à forte industrialisation et urbanisation (Annaba) et de villages pittoresques (Séraidi, Chétaibi, La Marsa…), l'Edough subit une pression anthropique importante ; ainsi l'assainissement des marais sur la bordure sud du massif a fait régresser les zones humides et favoriser ainsi leur occupation par des espèces xérophiles propices à l'incendie. La zéenaie en altitude, bien que relativement bien conservée, arrive tout juste à se maintenir et les bas de pentes défrichés sont érodés.

Une connaissance approfondie des milieux naturels est devenue impérative ; Le reboisement à base d'espèces rustiques locales est à préconiser (chêne-liège, chêne-zéen, châtaignier, merisier, frêne…). Compte-tenu de sa richesse écologique et floristique, le massif de l'Edough constitue un espace à protéger (parc national). Le diagnostic phytoécologique associé à la carte de végétation permet de poser de manière rationnelle, le problème de l'aménagement de la forêt et de sa préservation.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé sous la direction du Professeur P. OZENDA, Membre de l'Académie des Sciences, que nous tenons à remercier tout particulièrement.

BIBLIOGRAPHIE

ACHAAL, A., AKABLI, O., BARBERO, M., BENABID, A., M 'HIRIT, O., PEYRE, C., QUEZEL, P & RIVAS-MARTINEZ, S., 1980.– À propos de la valeur bioclimatique et dynamique de quelques essences forestières au Maroc. *Écolo. Médit.*, 5 : 211-249.

BAIZE, D., 1983.– *Pédogenèse et fonctionnement Les planosols de Champagne humide*. I.N.R.A. Sc. du Sol. Doct ès. Sci. Univ. de Nancy. Serv. Étude des Sols et de la Carte Pédol. de France.

BARBERO, M., BONIN, G., LOISEL, R. & QUEZEL, P., 1990.– Changes and disturbances of forest-ecosystemes caused by

Source : MNHN

human activities in the western part of mediterranean basin. *Vegetatio,* 87 : 151-173.

BEN TIBA, B. & REILLE, M., 1982.– Recherches pollenanalytiques dans les montagnes de Kroumirie (Tunisie septentrionale). Premiers résultats. *Ecologia Méditerranea*, 8 (4) : 75-86.

BONIN, G., SANDOZ, H., THINON, M., & VEDRENNE, G., 1984.– Relation entre le dynamique de la végétation (chênaie-hêtraie) et les caractéristiques édaphiques dans le massif de la Sainte Baume (Provence). *Écolo. Médit.*, 9 (3/4) : 193-210.

BONNEAU, M. & SOUCHIER, B., 1979.– *Pédologie 2. Constituants et propriétés du sol.* 460 p. Masson Ed. Paris.

BOTTNER, P., 1982.– Évolution des sols et conditions bioclimatiques méditerranéennes. *Ecol. Médit.*, 8 (1/2) : 115-134.

BOUDY, P., 1955.– *Description forestière de l'Algérie et de la Tunisie. Économie forestière nord-africaine*. Ed. Larose Paris, Tome IV.

BRESSON, L. M.– Rubefaction récente des sols sous climat tempéré humide. *Sc. du Sol,* 1 : 3-22.

BRETHES, A., 1988.– La typologie des stations forestières en haute Normandie. Apports complémentaires du sol et de la végétation. *Colloques phytosociologiques : phytosociologie et foresterie.* 435-466.

DIMANCHE, P. & SCHOENENBERGER, A., 1970.– Description des milieux des Mogods et de Kroumirie. *Inst. Nat. Rech. Forest. Var. Sci.* n° 4, Tunis.

DIMANCHE, P., 1983.– *Contribution à la connaissance pédologique et édaphique du milieu forestier tunisien.* Thèse de doc ès. Sc. Agron. Fac. DES Sci. Agron. de l'état, Gembloux, Belgique, 262 p.

DUCHAUFOUR, Ph., 1983.– *Pédologie. Pédogenèse et classification.* 2e édition. Masson (sous la direction de Ph. DUCHAUFOUR & B. SOUCHIER), 477 p.

DURAND, J. H., 1954.– *Carte des sols d'Algérie. Gouvernernent générale de l'Algérie.* Inspection générale de l'agriculture, Alger.

EMBERGER, L., 1971.– *Travaux de Botanique et d'Écologie choisis et présentés par ses amis et éléves pour son Jubilé Scientifique.* C.N.R.S. Masson, Paris, 520 p.

ERHART, H., 1967.– La génèse des sols en tant que phénomène géologique. Esquisse d'un thème géologique et géochimique ; Biostasie et Rhéxistasie. Ex d'application. Ed. Masson et Cie. Paris.

FEDOROFF, N., 1985.– *Sols rouges et croûtes calcaires au Maroc atlantique ; leur signification paléogéographique*. Cahiers du Quaternaire, C.N.R.S., Bordeaux.

GEHU, J. M., 1995.– Géosynvariance et syndynamisme des phytocénoses littorales dans le Bassin Méditerranéen. *Ecologia Méditerranéa*, 21 (1/2) : 149-164.

GEHU-FRANCK, J., & GEHU, J. M. & DHENNIN, R., 1988.– *Transect pédologique en forêt domaniale de Phalempin : apport à la typologie des stations forestières.* Colloques phytosociologiques : 593-616.

GERASSINOV, J-P., 1956.– *Sols des régions méditerranéennes de l'Afrique du Nord*, VIe congrès intern. des Sci. du Sol. Paris, E, Comm. 5, 30 : 189., 193.

GRANDGUILLAUME, G., 1982.– *Limons rouges et croûtes calcaires : sédimentation et pédogenèse dans le pléistocène récent de l'Oranie (Algérie).* Thèse univ. Paris Sud, 170 p.

HILLY, J., 1962.– Étude géologique du massif de l'Edough. *Bull. Serv. Carte. Géol. de l'Algérie nouvelle*, série 19.

LAHMAR, R. & BRESSON, L. M., 1987.– *Génèse et fonctionnement des sols fersiallitiques sur micaschistes du massif de Thénia.* Algérie Réunion intern. Micromorphologie des sols, Paris 1985. 171- 178.

LOISEL, R., AUBERT, G., BARBERO, M., BONIN, G. & QUEZEL, P., 1988.– *Incidence du débroussaillement. Relation sol - végétation au niveau des tranchées pare-feu en France méridionnale.* Colloques phytosociologiques. phytoso. et forest. 483-506.

LAMOUROUX, M. & SEGALEND, P., 1969.– Étude comparée des produits ferrugineux dans les sols rouges et bruns méditerranéens du Liban. Sci. du Sol., 1 : 38-63.

MANDOURI, T., 1980.– *Contribution à la connaissance des sols acides sur grès numidiens de la montagne Zemzem (Rif occidental). Application aux reboisements.* Thèse doct. 3e cycle. Univ. Nancy : 89 p.

MICHALET, R., 1991.– *Une approche synthétique biopédoclimatique des montagnes méditerranéennes. Exemple du Maroc septentrional.* Thèse Doct. ès. sci. Univ. Joseph Fourier Genoble, 273 p.

OZENDA, P., 1964.– L'aire de répartition de l'*Euphorbia dendroides* et sa valeur biogéographique. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 97 (10) : 172-181.

OZENDA, P., 1975.– Sur les étages de végétation dans les montagnes du Bassin Médit. *Doc. Cart. Ecol,* Univ. Grenoble 16 : 1-32.

QUEZEL, P. & SANTA, S., 1962 et 1963.– *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionale.* Ed. C.N.R.S. Paris, Tome I et Tome II, 1 170 p.

QUEZEL, P., 1995.– La flore du Bassin Méditerranéen : origine, mise en place, endémisme. *Ecologia Méditerranea,* 21 (1/2) : 19-39.

SELIGMAN-LUI, M. & FICHEUR, M., 1901.– *Carte géologique de Séraidi à 1/50000*, Edit. A. Jourdan, Alger.

SELMI, M., 1985.– *Différenciation des sols et fonctionnement des ecosystèmes forestiers sur grès numidien de Kroumirie (Tunisie). Ecologie de la suberaie-zénaie.* Thèse doct. ès. sci. Univ. Nancy. 198 p.

SELTZER, P., 1946.– *Le climat de l'Algérie.* Trav. Inst. Météo. et Phy. du Globe. Ed. La Thypolitho. Alger.

TOUBAL, O., 1986.– *Phytoécologie, Biogéographie et Dynamique des principaux groupements végétaux du massif de l'Edough. Cartographie à 1/25 000. Algérie nord-orientale.* Thèse de Troisième cycle, Univ de Grenoble. 101 p.

TOUBAL, O. & TOUBAL, A., 1995.– *Diversité et dynamisme de la végétation de l'Edough (N. E. Algérie). Relation avec la lithologie.* Colloques phytosociologiques. XXIV. Fitodinamica. Camerino. p. 585-599.

TOUBAL, O. & TOUBAL, A., 1995.– *L'*Euphorbietum dendroides, *facies rupicole de l'oleo-lentiscetum sur substrat rocheux du littoral, micaschistes et calcaire métamorphique (Cap de Garde. O. Begrat) N. E algérien.* Colloques phytosociologiques. XXIV. Fitodinamica. Camerino. p 757-769.

VILA, J.M., 1980.– *La chaîne alpine d'Algérie orientale et des confins algéro-tunisiens*. Thèse doc. d'État. ParisVI, 2 Tomes, 665 p.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 215-220

THE ROLE OF GEOMORPHOLOGY ON THE DIVERSIFICATION AND DISTRIBUTION OF THE LANDSCAPE AT THE NATURAL RESERVE OF TORRICCHIO MOUNTAIN (CENTRAL APENNINE, ITALY)*

Roberto VENANZONI[1], Wlodzimierz KWIATKOWSKI[2] & Rolando CALANDRA[3]

[1]*Department of Plant Biology, University of Perugia, Via Borgo XX Giugno, 7406121 Perugia, Italy.*
(rvenanzo@unipg.it)
[2]*Department of Landscape Ecology, Polytechnic of Bialystok ul. Wiejska 45 A, 15-351 Bialystok, Poland.*
[3]*Istituto di Pedologia, Università di Perugia, Via Borgo XX Giugno, 7406121 Perugia, Italy.*

SUMMARY
(original scientific paper)

The field work and mapping studies carried out in the Natural Reserve of Torricchio mountain were aimed to elict the causal relationship between the vegetation and the complex of edaphic factors. By way of the studies it was possible to distinguish the following types of landscapes: 1 - landscape of summits and cryoplanation terraces; 2 - landscapes of step slopes; 3 - landscape of slopes with soil-creep processes, solifluction lobes and benches; 4 - landscape of slopes with quick mass-movement; 5 - landscape of valleys filled by colluvial-alluvial deposits; 6 - landscape of valleys strongly incised. For each landscape unit the principal physical-chemical characteristics of soil and vegetation are discussed.

KEY WORDS: Landscape ecology - Geomorphology - Soil - Central apennine - Italy.

RÉSUMÉ
(travail original)

LE ROLE DE LA GEOMORPHOLOGIE SUR LA DIVERSIFICATION ET LA DISTRIBUTION DES PAYSAGES DANS LA RÉSERVE NATURELLE DE LA MONTAGNE DE TORRICCHIO (APENNIN CENTRAL, ITALIE).
Les études sur le terrain et les travaux de cartographie réalisés dans le territoire de la Réserve Naturelle de la Montagne de Torricchio ont permis d'évaluer les relations causales entre la végétation et le complexe des facteurs édaphiques on a distingué les types suivants de paysages : 1 - Paysage de sommets et de terrasses de cryoplanation; 2 - Paysage de versants avec des terrasses structurales (bancs de roche); 3 - Paysage de versants avec des glissements du sol et des lobes de solifluxion; 4 - Paysage de versants avec des éboulements et des terrasses de glissement rotatif; 5 - Paysage de vallées remplies par un dépôt alluvial-colluvial; 6 - Paysage de gorges. Pour ces types de paysage on a donné les principales caractéristiques des sols et de la végétation.

MOTS CLÉS : Écologie du paysage - Géomorphologie - Sol - Apennin central - Italie.

INTRODUCTION

Landscape units form an ecological-spatial system in which toposequences of vegetation communities, soil, surface deposits and forms are recurrent and linked one to the other by the flow of matter, energy and climate. At the same time, they form complex land units of different origin and history, reacting in a different way to external factors, such as climate and anthropopression. It is easy to understand that landscapes considered in this way are connected with specific geomorphological units, therefore, the morphogenetic and lithogenetic categories are fundamental in the delimitation of landscape units of complex structure (PANIZZA, 1993).

The field phytosociological and soil work, the mapping studies carried out in the Natural Reserve of Torricchio mountain, were aimed to elict the causal relationship between the vegetation and the complex of edaphic factors (VENANZONI & KWIATKOWSKI, 1996).

* Manuscrit reçu le 14 février 1997; version révisée acceptée pour publication le 27 janvier 1998.

Source : MNHN

GEOLOGY AND GEOMORPHOLOGY

From a geological point of view the reserve area has a relatively simple geological structure where weakly marly and/or flinty limestones are the dominant form of rock and marly rocks are present and outcrop only in a localized limited surface. The oldest are the jurassic flinty limestones which crop out in the lowest parts of the Tazza Valley, cutting the reserve in two parts. Calcareous rocks of the middle Cretaceous occur over the large formations of scaglia rosata marly limestones of the middle Eocene and upper Cretaceous (DEIANA & PIERUCCINI, 1976). Soil properties of this area are in larger degree dependent on the character of the waste-mantle and the recent geomorphological processes rather than small lithological differentiation of rocks which characterizes the territory (KOTARBA, 1992). The cryoclastic phenomena are the main physical processes prevailing in the micritic limestones and less accentuated in the detritus limestone benches. This process is supported by the presence of marly interlayers leading to an easier fragmentation between them on account of their removal by water. The amount of detritus resulting from this formation is notable, often forming a moderately strong eluvial cover both in the flattest top of the mountains and along the slopes. The dynamics of these processes was strongly differentiated on both sides of the Tazza Valley wall in spite of similar geological structure and slope angle allowing several types of slope deposits to be distinguished:

- The eluvial cover is the result of physical-chemical weathering in situ of limestone rocks. It occurs on flat-topped mountains (Mt.Torricchio, Mt. Cetrognola, Colle Rotondo). The thickness of the regolith profile does not exceed one meter and the partial reduction of the eluvial cover may be connected with the periglacial period.

- The eluvial-colluvial cover occurs in the upper part of slopes where, on account of gravitational processes, there are traces of transport throughout the slope. As a result, a different grain-size distribution is visible.

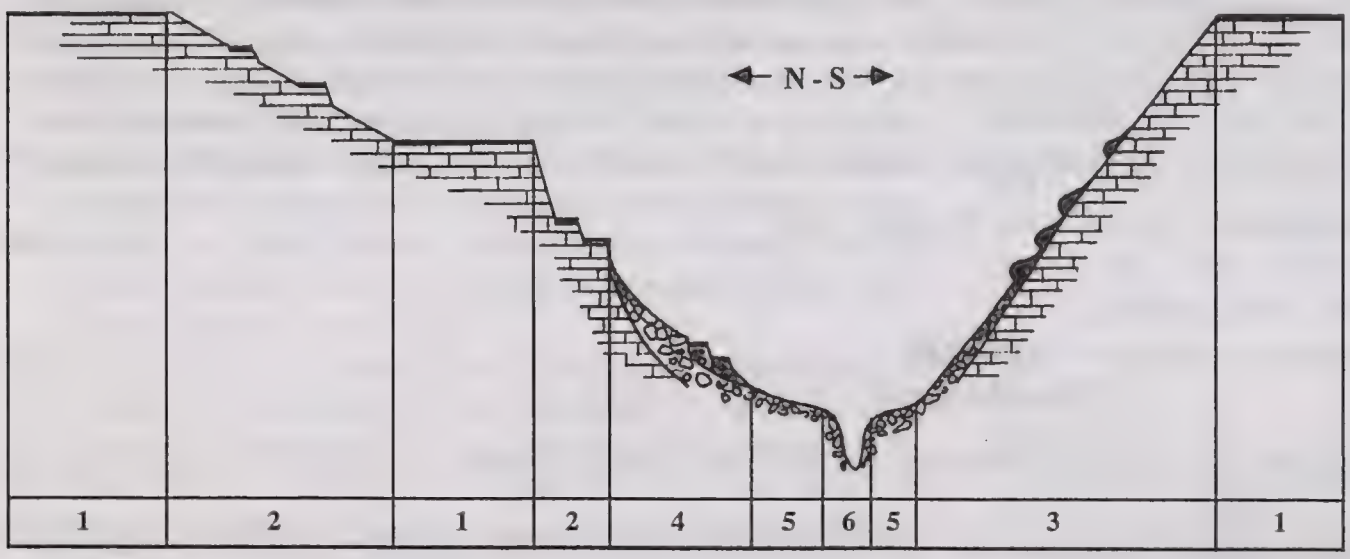


FIG. 1.– Landscape units, altitudinal range, type of vegetation and soils in the territory of the Torricchio mountain natural reserve.

Paysages, altitude, différents types de végétation et sols dans le territoire de la réserve naturelle de la Montagne de Torricchio.

Landscape units	**Range (m a.s.l.)**	**Vegetation series**	**Main vegetation unit (Association)**	**Main soil associations**
1 - Landscape of summits and cryoplanation terraces	1300-1500 m	*Polysticho-Fageto* Sigmetum	*Brizo mediae Brometum erecti*	*Lithic and Typics Rendolls and Hapludolls*
2 - Landscapes of stepped slopes	1300-1500 m	*Polysticho-Fageto* Sigmetum	*Asperulo purpureae-Brometum erecti*	*Lithic Rendolls and Haploxerolls*
3 - Landscape of slopes with soil-creep, processes, solifluction lobes and benches	1000-1500 m	*Polysticho-Fageto* Sigmetum	*Seslerio nitidae-Brometum erecti*	*Lithic and Typic Udorhents, Lithic Rendolls*
4- Landscape of slopes with quick mass-movement slip-terraces	900-1200 m	*Scutellario-Ostryeto* Sigmetum	*Asperulo purpureae-Brometum erecti*	*Lithic and Typic Xerorthents and Rendolls*
5 - Landscape of valleys filled by colluvial-alluvial deposits	1100-1300 m	*Polysticho-Fageto* Sigmetum	*Campanulo glomeratae-Cynosuretum cristati*	*Typic and Mollic Udifluvents*
6 - Landscape of valleys strongly incised	> 1000 m	*Scutellario-Ostryeto* Sigmetum	*Carpino betuli-Coryletum avellanae*	*Aeric Haplaquents, Typic and Mollic Udifluvents*

Source : MNHN

• Colluvial deposits are typical for the middle and lower parts of slopes. Often they comprise different evolutive covers with a variety in grain-size as well as in the deposit thickness and organic matter content.

• Landslide deposits and rockslides are spread considerably below 1400 m above sea level but only on the left slope of the valley. By way of origin, this material is strongly differentiated and mixed. The thickness of these deposits is unknown.

Colluvial material of different age comes from the lower slopes. Part of these deposits results from periglacial denudation, is stratified and meets the characteristics of deposits of grèzes litées type.

LANDSCAPE UNITS

Taking into account the dynamics of slope processes, the character of colluvial covers and their distribution type in the Reserve territory, it is possible to distinguish some relatively homogenous surfaces which correspond to the concepts of land-units. Results of conducted research indicate that these units may also be characterized by the presence of distinct plant communities and soils (VENANZONI & KWIATKOWSKI, 1996) fig. 1. In the reserve which may be treated as typical environment model (ZONNENVELD, 1984) for the Central Appenines, six types of landscapes have been distinguished (FIG. 1).

The landscape of summits and cryoplanation terraces includes flat topped mountain surfaces which are the result of horizontal bedding and other large surfaces constituting cryoplanation terraces formed during periglacial periods. These are very old and stable surfaces because the erosion processes are weakly marked due to the small angle of slope. This is indicated by an almost completely preserved soil profile in spite of total deforestation of these surfaces. According to the functional aspect of the flat-topped mountain landscape they can be included in the autonomous-accumulative landscape (POLYNOV, 1953; PERELMAN, 1975; GLAZOWSKA, 1981) in which the flow of energy and matter is connected mainly with climatic factors: rainfall, radiation, etc. Eluvial process characterize these surfaces which are connected with vertical infiltration of rainwater and thaw water; leaching of soils is reflected in the calcium carbonate dissolution and partial calcium removal of the upper part of the regolith. This cover, resulting from periglacial and holocene weathering, constitutes the parent material of rendzinas mountain humus (Rendzic/Mollic Leptosols-FAO 1988 or Lithic/Typic Rendolls/Hapludolls-Soil Taxonomy 1997). The vegetation of this area is characterized mainly by closed pastures belonging to the association Brizo mediae-Brometum erecti.

The landscape of stepped slopes is characteristic for slopes with outcrop of limestone layers of greater resistance to weathering. They form morphological structures terrace type structure running parallel to the slope within the range of even several hundred meters. On the flat surfaces of these bench rock terraces, eluvial detritic covers occur which at some points are built up by younger colluvial material. Also fresh waste mantle coming from the destruction of vertical rock walls accumulates at the bench rock-foot. From a functional point of view this type of landscape can be defined as transeluvial due to the relocation of regolith down the slope. Relatively autonomous elements of landscape (like the morphological terraces described above) are characterized by Rendzinas mountain humus rich in organic matter and clay fractions dominate in this type of landscape. Similar soils occur in the zones of initial fault with deep colluvial series. In such a situation the association Asperulo purpurae-Brometum erecti is dominant and rich the highest biomass cover.

On younger detritic deposits connected with the period of deforestation protorendzinas have developed and typical aspect of Asperulo purpureae-Brometum erecti is present.

The landscape of slopes with soil-creep processes, solifluction lobes and benches, occurs on the right slope of the Tazza Valley with north exposure. These are homogeneous surfaces with continuous vegetation and soil cover. On the grassland solifluction-lobes are visible, at places of considerable extension; they do not occur on wooded slopes (JAHN, 1989). Their origin should be associated with the deforestation of slopes and development of turf on colluvium. This relatively stable landscape demonstrating considerable accumulation of organic matter in the colluvial deposits, solifluction-lobes and turfs have been defined as transeluvial-accumulative landscape (POLYNOV, 1953; PERELMAN, 1975; GLAZOWSKA, 1981). The dominating soils are various types of rendzinas and vegetation is mainly represented by the association of *Seslerio nitidae-Brometum erecti.*

The landscape of slopes with quick mass-movement processes occurs on the entire length of the left slope of the main valley of the reserve. It may be characterized by the presence of numerous and differentiated types of mass-movements. On the south-facing slope of Mt. Cetrognola and Mt. Torricchio interesting terraces are present, formed as the result of rotational slip. Deposits connected with slides are very heterogeneous, differentiated by age and particle size; they undergo at present accelerated hillside erosion as consequence of the deforestation of slopes. As a result of these events it has been and at present is a less type of stable landscape. Therefore, we observed the permanent destruction and regeneration of the vegetation and soil. At the same time the increase of the diversity and mosaic of soil and vegetation is observed. Soils in most cases are lithosols (Lithic Udorthents) as well as protorendzinas developing in place of soils destroyed by erosion. The veg-

Source : MNHN

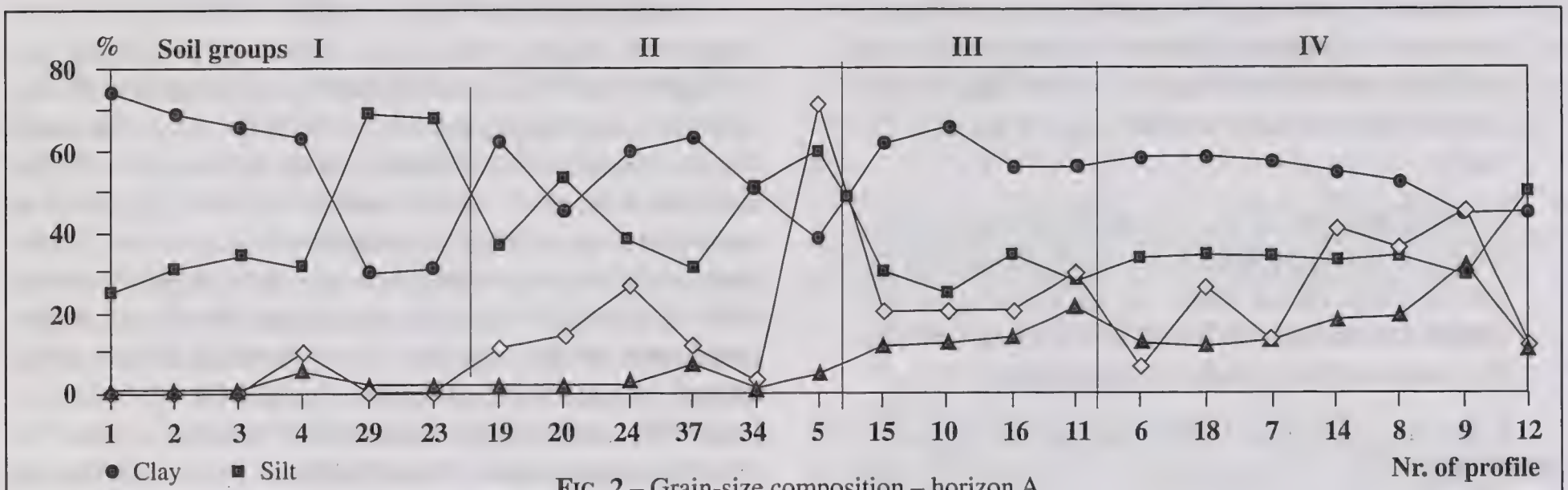


FIG. 2.– Grain-size composition – horizon A_1.
Composition granulométrique – horizon A_1.

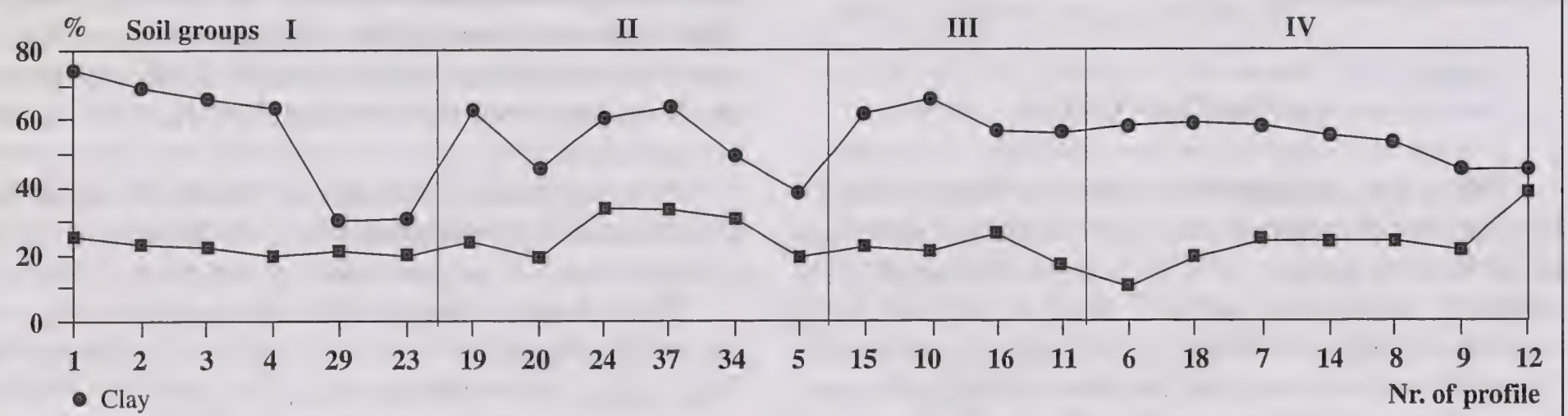


FIG. 3.– Relations between clay fraction and organic matter – horizon A_1.
Relation entre fraction argileuse, humidité et matière organique –horizon A_1.

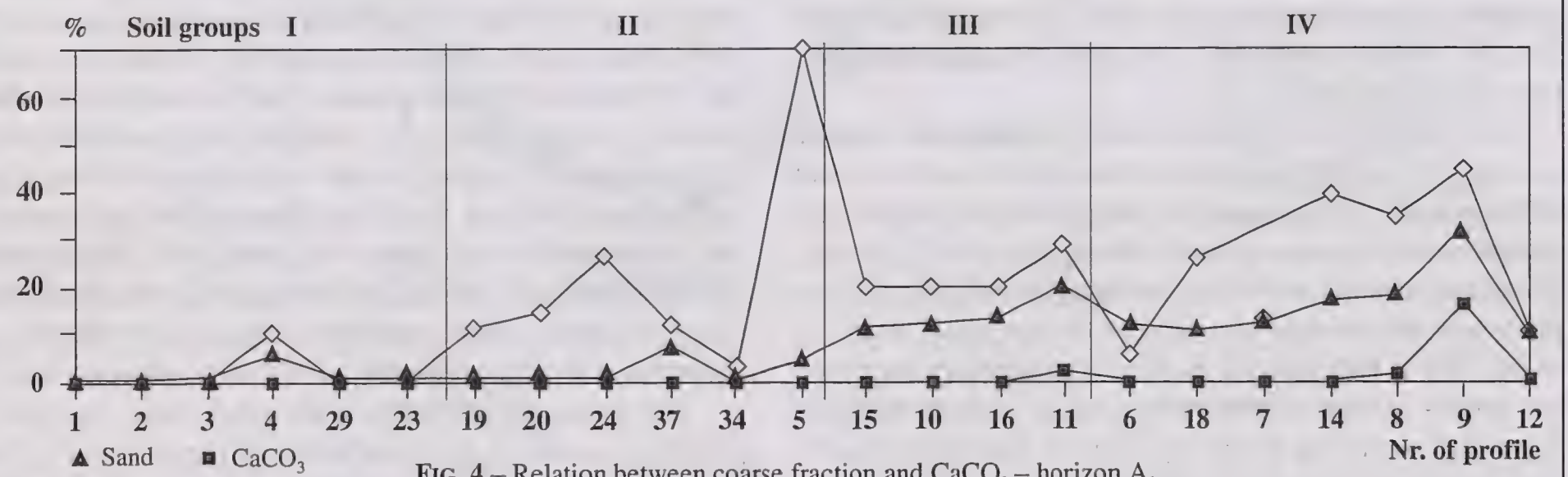


FIG. 4.– Relation between coarse fraction and $CaCO_3$ – horizon A_1.
Relation entre la fraction grossière et le $CaCO_3$ – horizon A_1.

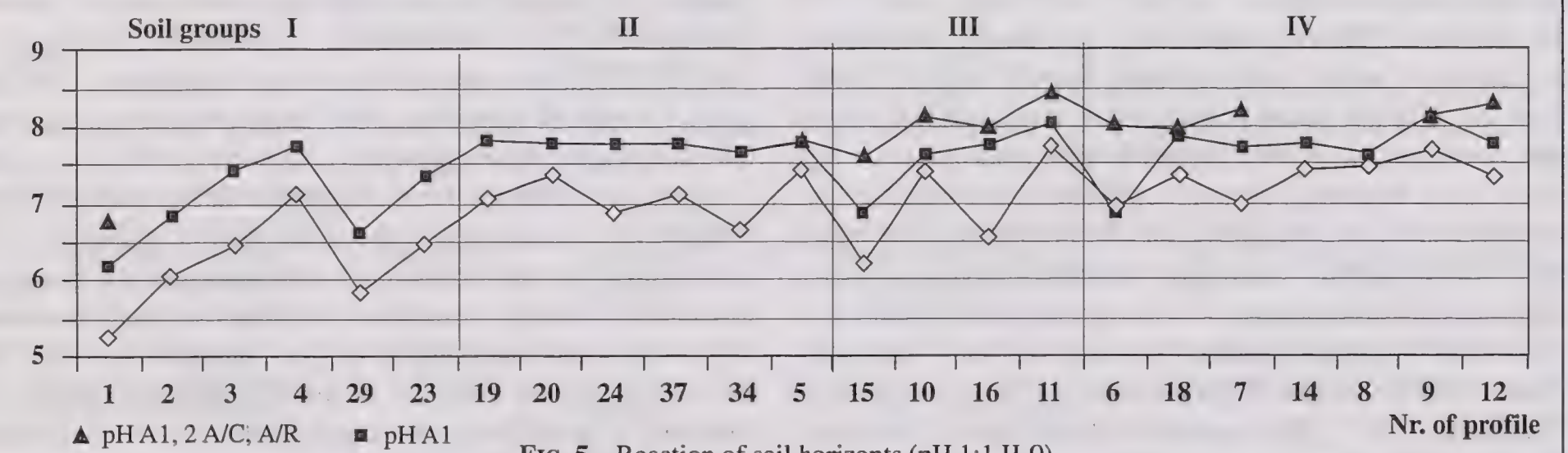


FIG. 5.– Reaction of soil horizonts (pH 1:1 H_2O).
Réaction des horizons du sol (pH dans l'eau 1:1).

Source : MNHN

etation of this lanscape type is mainly represented by residual coppices of *Scutellario columnae-Ostrietum carpinifoliae* association and open pastures of *Asperulo purpureae-Brometum erecti*. Due to its features this landscape has been defined as transeluvial-erosive landscape (POLYNOV, 1953; PERELMAN, 1975; GLAZOWSKA, 1981).

The landscape of valleys filled by colluvial deposits, landslide deposits and locally by sedimentary deposits resulting from the action of perennial waters, occur only in the upper part of the Tazza valley (near and under Casale Piscini). Part of these deposits of unknown thickness fully fills the bottom of the valley and at places is built up by alluvial fans and small landslides caused by human activity. This type of landscape is most geochemically conditioned by the adjacent slopes. From these slopes originate coarse fragments suspended and dissolved substances. They form the valley bottom deposits and are found in the surface waters and groundwaters, respectively. Soils formed on fine limestone detritus belong to rendzinas local deluvial soils (Typic/Mollic Udifluvents). This territory is characterized by mowed meadows belonging to*Cynosurion cristati* and *Phleo ambigui-Bromion erecti* alliances. This landscape on account of its features has been defined as eluvial-accumulative landscape (POLYNOV, 1953; PERELMAN, 1975; GLAZOWSKA, 1981).

The landscape of valleys strongly incised occurs in the middle part of the Tazza valley where vertical valley walls built by thick-bedded jurassic limestone are found. A considerable amount of miscellaneous material fine limestone detritus, stone blocks and wood is transported to the bottom of the gully by snowmelt water and avalanches. In spite of adverse matter balance connected with the dominance of erosive circumstances, initial deluvial-alluvial terraces with pseudogley soils (Aeric Haplaquents), deluvial soils (Typic/Mollic Udifluvents) form at places.

Here vegetation is represented by woods belonging to the association of *Scutellario columnae-Ostryetum carpinifoliae* and *Carpino betuli-Coryletum avellanae*. This type of landscape has been defined as supertransaquatic landscape (POLYNOV, 1953; PERELMAN, 1975; GLAZOWSKA, 1981).

SOIL ANALYSES

During the soil survey (KWIATKOWSKI. & VENANZONI, 1994) 50 soil profiles have been made and 23 have been closely tested in laboratory in order to point out the correlations between physical characteristics and landscape type. The laboratory tests performed the following types of analysis: particle-size analysis, soil fraction > 2mm; total sand; coarse silt; fine silt; clay; calcium carbonate; pH (results about A1 horizon are presented in figures 2-5).

Therefore the number of samples is inconspicuous to obtain adequate description of the physico-chemical properties of the particular soil subtypes, soil profiles have been ordered according to the type of slope deposits and ground location in the relief. In this way, it was possible to distinguish 4 groups of soil profiles which let better explain relationships between soil and landscape unit.

Group 1 (profiles: 1, 2, 3, 4, 29, 23) characterizes the surfaces of flat-top mountains with umbric and mollic epipedon (humus of "mull-moder calcic" type) shaped on eluvial covers. The feature which distinguishes this group from the grain-size point of view is the high amount of silt- and clay-fractions with very reduced sand-fraction; at the same time there is a high level of organic matter, common characteristic of all the soils belonging to the first 4 landscape units. Advanced processes of carbonate dissolution and calcium removal lead to the lacking of calcium carbonate as well as lower pH value; such characteristics of soil profile are well known in the Central Apennine territory (GIOVAGNOTTI & CALANDRA 1988a, 1988b) and where classified as Typic and Lithic Hapludolls and Rendolls.

Group 2 (profiles: 19, 20, 24, 37, 34, 5) characterizes the upper parts of slopes with dominating mollic epipedon (humus "mull" type) on eluvial-colluvial covers. The presence of initial colluvial deposits, indicating the relatively short distance of transport, is reflected in the presence of sand fractions and coarse-grained soil in respect to the soil on the flat-top mountains.

Group 3 (profiles: 15, 10, 16, 11) is characteristic for the middle parts of the slopes. Distinctive features of this group is high level of clay fraction in the upper soil horizons. This is the result of the domination of marly limestone rocks in the bedrock.

The soil profiles of group 2 and 3 well indicate the transition from Lithic Rendolls, Hapludolls and Ustorthents to Udorthents and Rendollic Eutrochrepts.

Group 4 (profiles: 6, 18, 7, 14, 8, 9, 12) is characteristic for the middle and lower parts of the slope with deep detritic colluvial sediments on which various types of rendzinas (mainly Typic Rendoll and Cumulic Hapludolls) are present.

A further characteristic is the presence of relatively high values of coarse-fragments both calcareus or flinty and sand (character observed in group 3 too); calcium is more abbundant in the cation exchange complex and in soil profile 9 is present calcium carbonate too. This trend is accompanied by high pH value which in all soil horizons exceed the value of 7.0.

In all analysed profiles the content of organic matter is closely dependent on the content of silty and clay fractions and decreases as we go down along the slope. The abundance of organic matter is strongly correlated with the biomass of the pastures and so it is particularly visible by aerial photographs in form of very dark tone permitting easily to distinguish landscapes of such accumulative features.

Source : MNHN

CONCLUSIONS

The degree of interdependence between vegetation and geomorphological forms, leading to the differentiation of the landscape units, has been observed through the examination of the principal physical-chemical characteristics of soils.

From this point of view, the soil tests conducted in the reserve are not sufficient to characterize all of the landscapes types but well describe, also from a geochemical point of wiew, the landscape units of slope, step-slope, slope with terraces and deforested summit.

The discussed results should be treated as basis to future research in the field which try to integrate phytosociological studies with the geomorphological, geochemical and soil characterization of the landscape in order to reach a more ecological interpretation of the Apennine mountain region landscape.

ACKNOWLEDGEMENTS

Research realized within the frame of the Cultural agreements between the Universities of Camerino and Warsaw at the Department of Botany and Ecology of Camerino.

REFERENCES

DEIANA, G., PIERUCCINI, U., 1976.– Geologia e geomorfologia della Montagna di Torricchio. *La riserva naturale di Torricchio*, 1: 27-76.

FAO-UNESCO-ISRIC, 1988.– *Soil map of the World: Revised Legend*. World Soil Resources Report, 60. Roma.

GIOVAGNOTTI C. & CALANDRA R., 1988.– *Le caratteristiche ambientali e i suoli dello scenario umbro (Comunità Montana dell'Alto Chiascio)*. Prog. Fin. C.N.R./I.P.R.A., 2.2: 83-187. Perugia.

GIOVAGNOTTI C. & CALANDRA R., 1988.– *Le caratteristiche ambientali e i suoli dello scenario marchigiano (Comunità Montana dei monti Catria e Nerone)*. Prog. Fin. C.N.R./I.P.R.A., 2.2: 91-180. Perugia.

GLAZOWSKA, M.A., 1981.– *Gleby kuli ziemskiej (Soils of the World)*. PWN, Warszawa.

JAHN, A., 1989.– The soil-creep on slopes in different altitudinal and ecological zones of Sudetes Mountains. *Geogr. Ann.*, 71A(3-4): 161-170.

KOTARBA, A., 1992.– Mechanical denudation of the High Tatra as a result of heavy rainfalls. *Prace Geogr.*, 155: 191-208.

KWIATKOWSKI W. & VENANZONI R., 1994.– Carta dei suoli della riserva naturale di Torricchio (Appenino centrale). *La riserva naturale di Torricchio*, 9:15-21.

PANIZZA, M., 1993.– *Geomorfologia applicata*. NIS, Roma.

PERELMANN, A.J., 1975.– *Geochemia krajobrazu (Geochemistry of landscape)*. PWN, Warszawa.

POLYNOV, B.B., 1953.– *Science of landscapes*. Woprosy Geografii, 33.

SOIL SURVEY STAFF U.S.D.A., 1997.– *Keys to Soil Taxonomy* -7th Ed. Blacksburg.

SYSTEMATICS OF POLISH SOILS – IV EDITION, 1989.– *Soil Science Annual*, 50: 1-150, PWN, Warszawa.

VENANZONI, R. & KWIATKOWSKI, W., 1994.– Carta delle serie di vegetazione della riserva naturale di Torricchio (Appennino centrale). *La riserva naturale di Torricchio*, 9: 23-30.

VENANZONI, R. & KWIATKOWSKI, W., 1996.– Analisi integrata del paesaggio in un settore dell'Apenino centrale (Riserva naturale di Torricchio). *Colloques Phytosociologiques*, 24: 187-201.

ZONNENVELD, J.I.S., 1984.– *A collection of graphical models used in landscape ecology*. Utrecht.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 221-226

LA STRUCTURE DE LA VÉGÉTATION DES TOURBIÈRES DANS LES MONTAGNES DE LA TAÏGA DU NORD EN RUSSIE EUROPÉENNE*

Tatjana YOURKOVSKAJA

Département de Géographie et Cartographie de végétation, Institut Botanique Komarov, Popov 2, Saint-Pétersbourg, 197376, Russie (carta@map.bin.ras.spb.ru)

SUMMARY
(original scientific paper)

THE STRUCTURE OF MIRE VEGETATION COVER IN MOUNTAINS OF NORTHERN TAIGA SUBZONE IN EUROPEAN RUSSIA.
In low mountains within the North Taiga Subzone different mire types are distributed inherent in both the mountainous and regional features. The specific mire types there also accure. Neotectonic movements induce the erosion and self-drainage processes in peatlands

KEY WORDS: Peatland - North taiga subzone - Neotectonic movement - Vegetation.

RÉSUMÉ
(travail original)

Dans les conditions des basses montagnes de la taïga du Nord se sont formés divers types de tourbières reflétant les particularités des montagnes tout en gardant les caractères des types régionaux. Il y a aussi des tourbières spécifiques. Les mouvements néotectoniques entraînent des processus d'érosion et d'auto assèchement.

MOTS CLÉS : Tourbière - Taïga du Nord - Étagement - Mouvement néotectonique - Végétation.

INTRODUCTION

La nature des tourbières de montagne est peu connue. Ce sont les travaux de GAMS (1958), consacrés à la typologie des marais alpins qui ont attiré l'attention des chercheurs sur ce problème. L'intérêt pour l'étude des marais de montagne s'est développé ces dernières années avec beaucoup de publications tant sur les tourbières des Alpes (KLÖTZLI, 1970; RYBNIČEK & RYBNIČKOVA, 1977; STEINER, 1982; PAUTOU & BAIER, 1983; GRÜNIG *et al.*, 1986; BOURNERIAS, 1990; KRISAI *et al.*, 1991; MANNEVILLE & BAIER, 1993 ...), que sur les tourbières d'autres montagnes : Arménie (BARSEGJAN, 1990), Alatau de Kouznetsk (LAPCHINA & MOULDIJAROV, 1995)... J'ai étudié les tourbières dans les montagnes du Nord-Ouest de la Russie. C'est le bord oriental du bouclier baltique. Les chaînes des montagnes Montche-toundra, Tchouna-toundra, Salnye toundry etc se trouvent sur la péninsule de la Kola à l'ouest du lac Imandra (cf. FIG. 1). C'est une partie de la réserve "Laplandskyi", au nord du cercle polaire. Beaucoup plus au sud et à l'est se trouve Vetrenyi Poias (FIG. 1). Ce sont des montagnes basses. Il est à noter que le niveau où apparaît la différentiation altitudinale de la végétation baisse vers le nord. Ainsi dans la taïga du Nord, l'étagement se manifeste à la hauteur de 400 - 600 m, tandis que dans la toundra à la hauteur de 200 - 300 m. Les affinités des chaînes étudiées sont dues non seulement à leur situation dans la sous-zone de la taïga du Nord et à leur âge (le Protérozoïque inférieur) mais aussi aux conditions et aux processus paleogéographiques de l'époque de pleistocène - holocène (glaciation, mouvements néotectoniques et changement du climat). Les chaînes ont été plusieurs fois recouvertes de glaciers qui ont aplani les sommets et qui ont laissé de nombreuses traces.

J'ai étudié les tourbières pendant trois saisons (deux saisons en Laponie et une en Vetrenyi Poias; cf. FIG. 1). Ainsi, ont été obtenues des données sur des tourbières qui n'étaient pas connues auparavant. Les résultats des analyses des dépôts de tourbe et du développement des tourbières à

* Manuscrit reçu le 7 novembre 1996; version révisée acceptée pour publication le 16 octobre 1997.

Source : MNHN

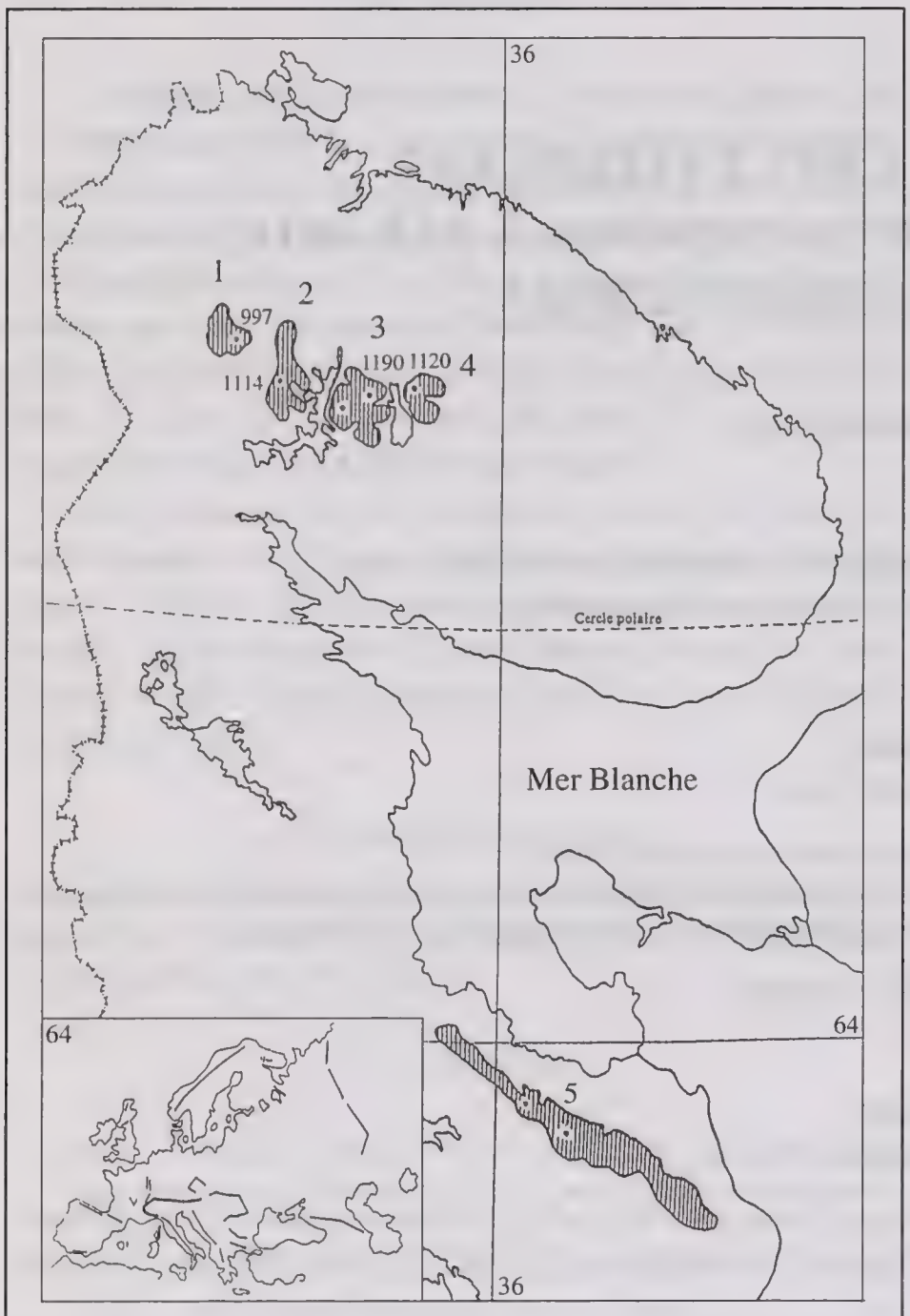


FIG. 1.– Situation géographique.
1- Salnye toundry, 2- Tchouna-, Montche- et Voltchia-toundra, 3- Khibiny, 4- Lovozerskye toundry, 5- Vetrenyi Poias.

Geographic situation 1 - Salniye tandras, 2 - Chuna-, Monche- and Volchya-tundra, 3 - Khibiny, 4 - Lovozerskiye tundras, 5 - Vetreniy Poyas.

l'holocène ont été publiés (ELINA & YOURKOVSKAJA, 1988). Le but de cet article est de révéler les particularités de la structure de la végétation des tourbières les unissant avec les tourbières des plaines environnantes et de trouver les signes spécifiques causés par leur situation en haute altitude.

RÉSULTATS

LES MONTAGNES DE LA RÉSERVE "LAPLANDSKYI" - LAPONIE

L'altitude des sommets dans les montagnes de Laponie varie de 500 à 900 m, seul le sommet Ebroutchorr dépasse 1 000 m (1 114 m). De grandes surfaces du relief actuel de la partie axiale des montagnes sont occupées par des pénéplaines.

La différentiation altitudinale des chaînes de montagnes est très nette : l'étage forestier (taïga de montagne) s'étend jusqu'à 300 m au-dessus de la mer, puis l'étage à boulaie tortueuse (subgoltsovi) jusqu'à 350 m et plus haut la toundra de montagne (goltsi). À l'étage forestier succèdent des pessières (*Picea obovata*). Sur les pentes abruptes se trouvent des pinèdes. L'étage subgoltsovi est formé par des boulaies tortueuses à *Betula czerepanovii*. L'étage de la toundra de montagne d'après KHOLOD (1994) est divisé en 2 sous-étages. Le sous-étage de toundra inférieur est constitué surtout de buissons et enrichi d'espèces boréales. Le sous-étage de toundra supérieure (goltsovi proprement dit) est caractérisé par l'hétérogénéité et la fragmentation du tapis végétal où prédominent les groupements à buissons nains et lichens. La syntaxonomie de la toundra de Laponie est décrite par NEKRASOVA (1938).

L'époque holocène est caractérisée par des soulèvements isostatiques. Les éboulements de grands blocs couvrant de 65 à 80 % des sommets et de la partie supérieure des pentes constituent le paysage typique. L'aspect actuel de la partie axiale, la plus élevée est dû aux processus colluviaux-delluviaux, qui témoignent de l'intensité dans cette région des mouvements néotectoniques. Ces mouvements se traduisent dans le relief par de grandes terrasses où l'on peut voir des combes à neige, leur renouvellement annuel contribuant à la formation de la situation nivale. D'autres manifestations de néotectonique apparaissent sous forme de canjon, gorges, terrasses abruptes.

Les tourbières se trouvent non seulement dans les grandes dépressions entre les montagnes et les vallées, mais aussi sur les pentes, les terrasses et même les sommets plats pierreux, c'est-à-dire à tous les étages.

Dans les parties axiales des chaînes de la Laponie sur les pénéplaines, les marais se développent dans des coupes de pierre. Leur composition et leur structure sont très différentes mais ils sont composés surtout d'espèces boréales. Ce sont des formations récentes ; leur stabilisation et leur développement sont dûs à l'approvisionnement en eau et aux dimensions des coupes.

Les tourbières du sous-étage de la toundra inférieure se développant sur les terrasses sous combes à neige sont les plus spécifiques. Elles longent les terrasses, elles sont homogènes, à *Carex bigelowii* et *Calliergon richardsonii.* Les dépôts de tourbe atteignent 3 m. Les tourbières sont bordées de Saussaie à *Salix lapponum*. Ces tourbières forment avec les groupements nivaux à *Loiseleuria procumbens* un élément caractéristique des versants à gradins.

La plupart des tourbières est située à l'étage de la taïga de montagne et se trouve surtout dans les vallées des rivières, des torrents, dans les dépressions. Là, de même que dans les plaine prédominent les tourbières aapa. Mais alors il y a formation d'une variante topoédaphique particulière, due à de grandes variations d'altitude sur de courtes distances et aux abondantes eaux libres les alimentant sous faible ou forte

Source : MNHN

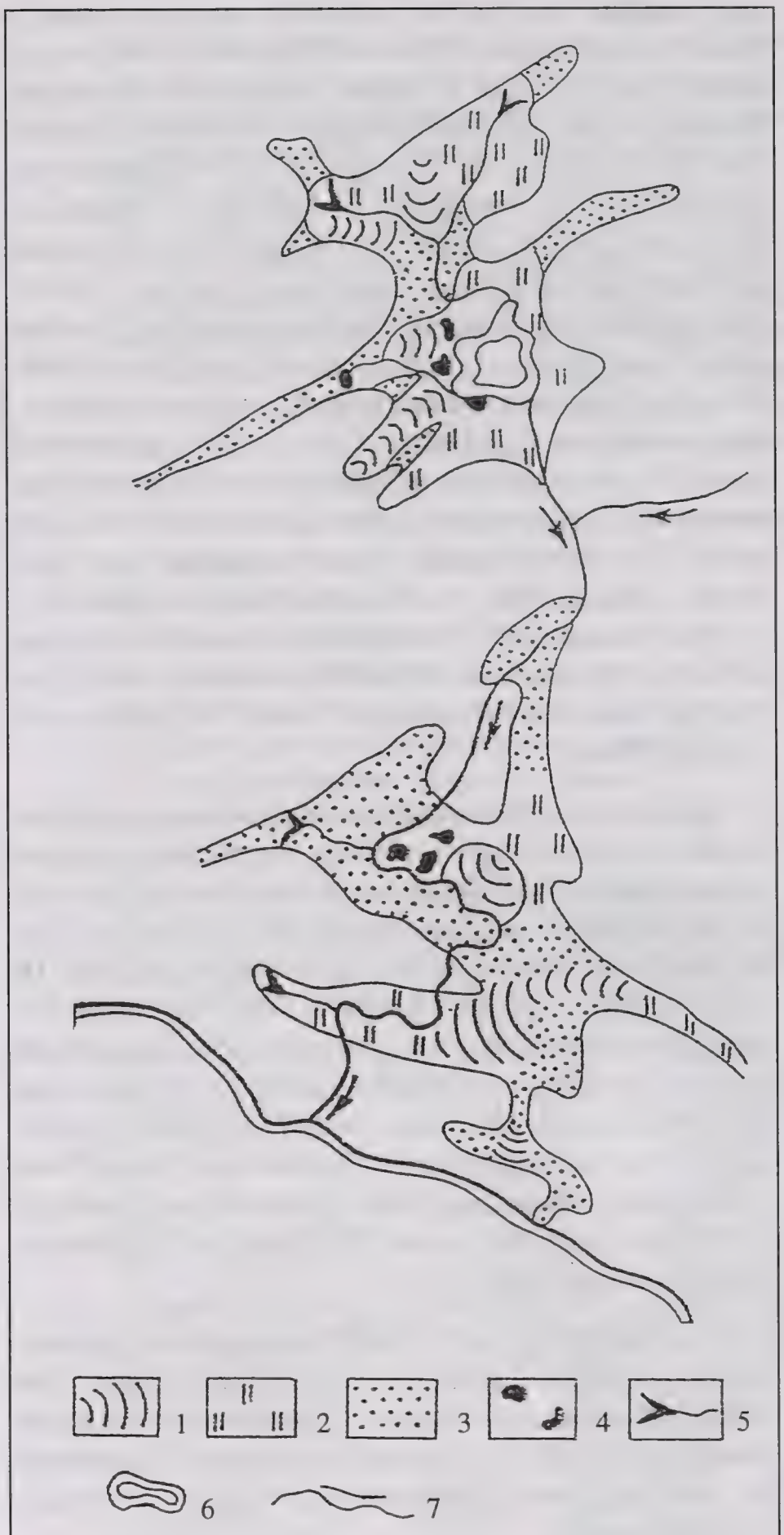


FIG. 2.– La chaîne des systèmes de tourbières dans le bassin du torrent "Kokorin".
Végétation : 1- complexes mésoeutrophiques BFL, 2- groupements eutrophiques herbacés, 3- groupements mésooligotrophiques à sphaignes, pin, et buissons nains, 4- complexes d'érosion, 5- issues d'eau captive, 6- lacs, 7- torrents.

Chain of peatland systems in the basin of montain creek "kokorin".
vegetation: 1 - mesoeutrophic string -flark- pool complex, 2 - herb eutrophic communities, 3 - mesooligotrophic communities with sphagnum, pine and dwarf shrabs. 4 - erosion complexes, 5 - places of outflow of under pressure waters, 6 - lakes, 7 - creeks.

pression. Les tourbières sont composées de palettes, qui convergent vers une dépression centrale. Elles forment la base de systèmes complexes comprenant des tourbières aapa, des tourbières suspendues et des tourbières oligotrophes à sphaignes avec Pin et buissons nains. Ces systèmes à leur tour forment des chaînes de systèmes de tourbières situées à différents niveaux d'altitude et réunis par le bassin du torrent (FIG. 2). La variante lapone des tourbières aapa une composition floristique riche. Dans un seul système se réunissent les tourbières suspendues ayant un groupe d'espèces caractéristiques, surtout dans le tapis de mousses (*Paludella squarrosa, Meesea triquetra, Drepanocladus vernicosus, Cinclidium stigium*...). Ces tourbières suspendues se trouvent sur les pentes les plus rapides. Sur les endroits plus doux on trouve les complexes aapa de barrage, fosses, et lacs secondaires (BFL). Là où il n'y a pas d'entrée des nappes d'eau captive, se forment les groupements oligotrophiques à *Sphagnum fuscum.*

Les complexes BFL sont les plus typiques pour ces tourbières. Ils ont la composition et la morphologie suivantes. Sur les barrages hauts (de 45 à 70 cm) et les mottes (30 - 40 cm) domine *Sphagnum fuscum.* Les buissons nains, surtout *Calluna vulgaris* et *Empetrum nigrum*, forment le tapis épais avec des herbes minérotrophes (terme actuel utilisé dans l'étude des tourbières qui signifie que contrairement aux herbes oligotrophes, les minérotrophes utilisent non seulement les eaux atmosphériques, mais aussi les eaux minérales qui coulent de long des pentes ainsi que les eaux libres). *Rubus chamaemorus* est souvent très abondant. Les barrages bas (20 - 25 cm) et sinueux dominés par *Sphagnum subfulvum* et *S. warnstorfii* sont particulièrement physionomiques. Là il y a aussi beaucoup de buissons nains, mais parmi eux domine *Betula nana.* Habituellement c'est *Molinia caerulea* la plus abondante, souvent avec *Trichophorum cespitosum.* Sur tous les types de barrages on trouve le pin et l'épicéa opprimé. *Juniperus communis* est souvent très abondant. *Potentilla erecta* se développe au mois de juillet sur les barrages et les mottes.

Les lacs secondaires dans des complexes particuliers occupent jusqu'à 60 % de surface. Ils sont parfois dépourvus de végétation, mais habituellement ils laissent la place à des "rimpis" (terme finlandais décrivant des dépressions dans les tourbières aapa, intermédiaires entre les lacs secondaires et les fosses, contenant une fine couche d'eau libre, variant entre 5 et 10 cm de profondeur). La strate herbacée est composée d'*Eriophorum polystachion, Carex rariflora* et C. *rotundata.*

L'originalité de la variante lapone des tourbières aapa, c'est le profil à gradins très net des complexes à barrages et fosses. La différence d'altitude entre deux fosses séparées par un barrage commun atteint parfois 1 m. J'appelle cela un complexe à cascade. L'analyse de la structure de la végétation et des dépôts des tourbières témoigne du fait que les processus néotectoniques ont joué un grand rôle dans le développement des tourbières lapones.

Source : MNHN

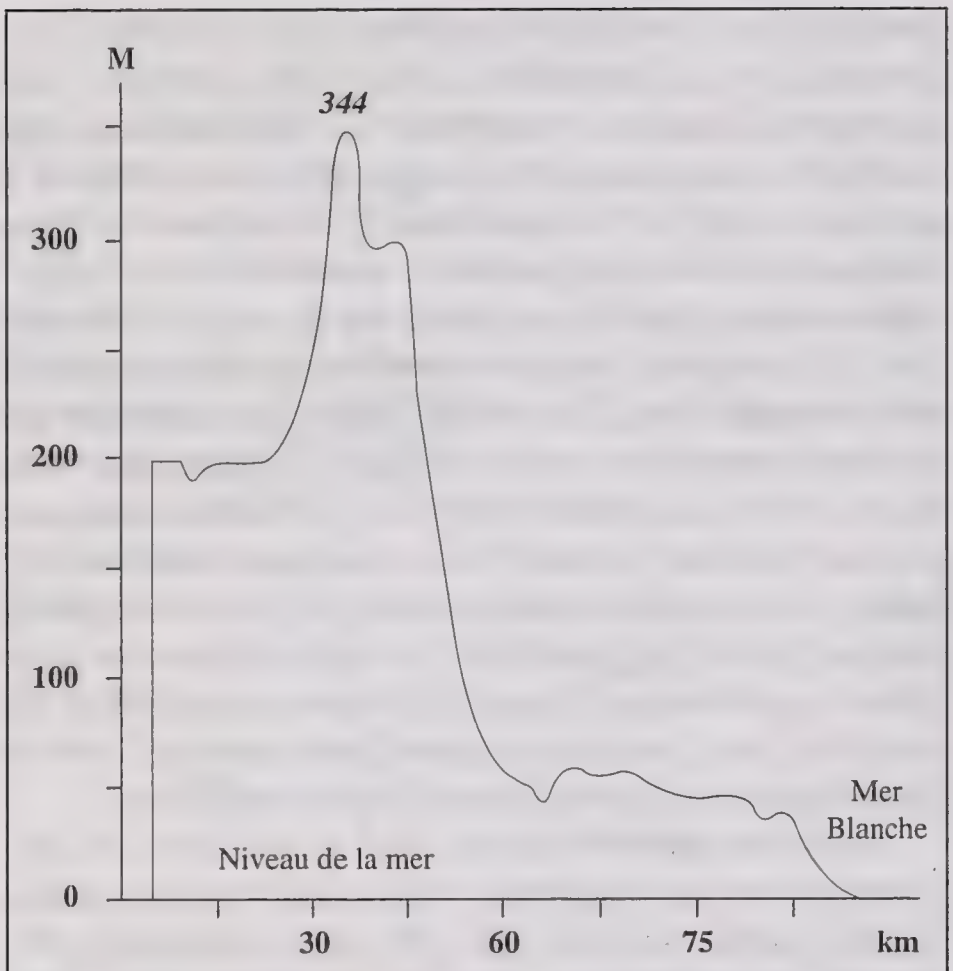


FIG. 3.– Profil transversal de la chaine "Vetrenyi Poias", de la plaine continentale (à gauche) à la mer Blanche (à droite), avec le sommet "Olovgora".

Transversal profile through the Vetreniy Poyas Range from continental plain (left) to white Sea (right), from the summit "olovgora".

LA CHAÎNE "VETRENYI POIAS" - CEINTURE DU VENT

La chaîne Vetrenyi Poias longe la mer Blanche (FIG. 1). Ce sont d'anciennes montagnes presque détruites par des glaciers. La hauteur de la partie axiale est de 200 à 300 m, seuls 3 sommets la dépassent. Mais dans cette plaine basse située à 50 m environ, ces montagnes servent de ligne de partage des fleuves et font écran aux vents pluvieux arrivant de la mer en été (FIG. 3). Il y fait presque toujours froid avec bruine et brouillard. La chaîne est formée, de même que les chaînes de Laponie, par des formations d'intrusion et volcaniques du Protérosoïque inférieur (KRATZ, 1963).

Les tourbières sont situées surtout vers la pente plus douce au sud-ouest. La végétation est représentée par un seul étage forestier. On peut distinguer seulement 2 sous-étages. Le premier occupe les sommets et les parties supérieures des pentes et se trouve dans la zone de morcellement des roches. Il est formé par des forêts clairsemées à bouleau et épicéa (*Betula pendula, Picea fennica*). Le sous-étage inférieur est formé par des pessières identiques à celles des plaines (*Piceetum empetroso- myrtilloso- hylocomiosum*).

Les tourbières les plus caractéristiques pour les montagnes Vetrenyi Poias sont les hautes tourbières à complexes variés que nous considérons comme une variante topoédaphique du type de tourbières répandues dans la plaine au sud de la mer Blanche. Elles ont le même assortiment d'associations, la même composition floristique, les mêmes types de complexes. Dans ces tourbières dominent les complexes de barrages et lacs secondaires et, quelquefois, les complexes de barrages et fosses. Là dominent *Calluna vulgaris, Eriophorum vaginatum, Trichophorum cespitosum, Sphagnum fuscum, S. balticum, S. lindbergii, S. majus, Cladonia alpestris, C. arbuscula, C. rangiferina*. Le caractère particulier de ces tourbières tient à la structure originale de certains complexes : lacs secondaires d'où l'eau est partie, développement de fosses à la place des lacs, affleurement de la tourbe, hauteur insolite des pins sur les barrages des complexes perturbés. La carte et le profil d'un tel complexe sont représentés ci-dessus (FIG. 4). L'analyse palynologique de la tourbe, le datage au C^{14} ont permis de mettre en évidence le fait que les successions dans les tourbières sont fonction des processus dynamiques dans les paysages de Vetrenyi Poias.

En outre, on voit dans ces montagnes un type particulier de tourbières propre seulement aux montagnes basses nord boréales et qui s'était formé dans les conditions du climat subocéanique froid et humide. Ce sont les tourbières méso-oligotrophiques d'herbes et de sphaignes. Du fait de l'inclinaison considérable (0.009) l'eau suinte toujours. Dans le tapis végétal se trouvent des groupements dominés par *Sphagnum papillosum* et avec *S. compactum* et d'autres espèces plus hydrophiles - *S. balticum, S. lindbergii, S. majus* ; par endroits, *S. fallax* et *S. jensenii* sont abondantes. Dans la strate herbacée prédominent *Trichophorum cespitosum, Eriophorum vaginatum, Scheuchzeria palustris*.

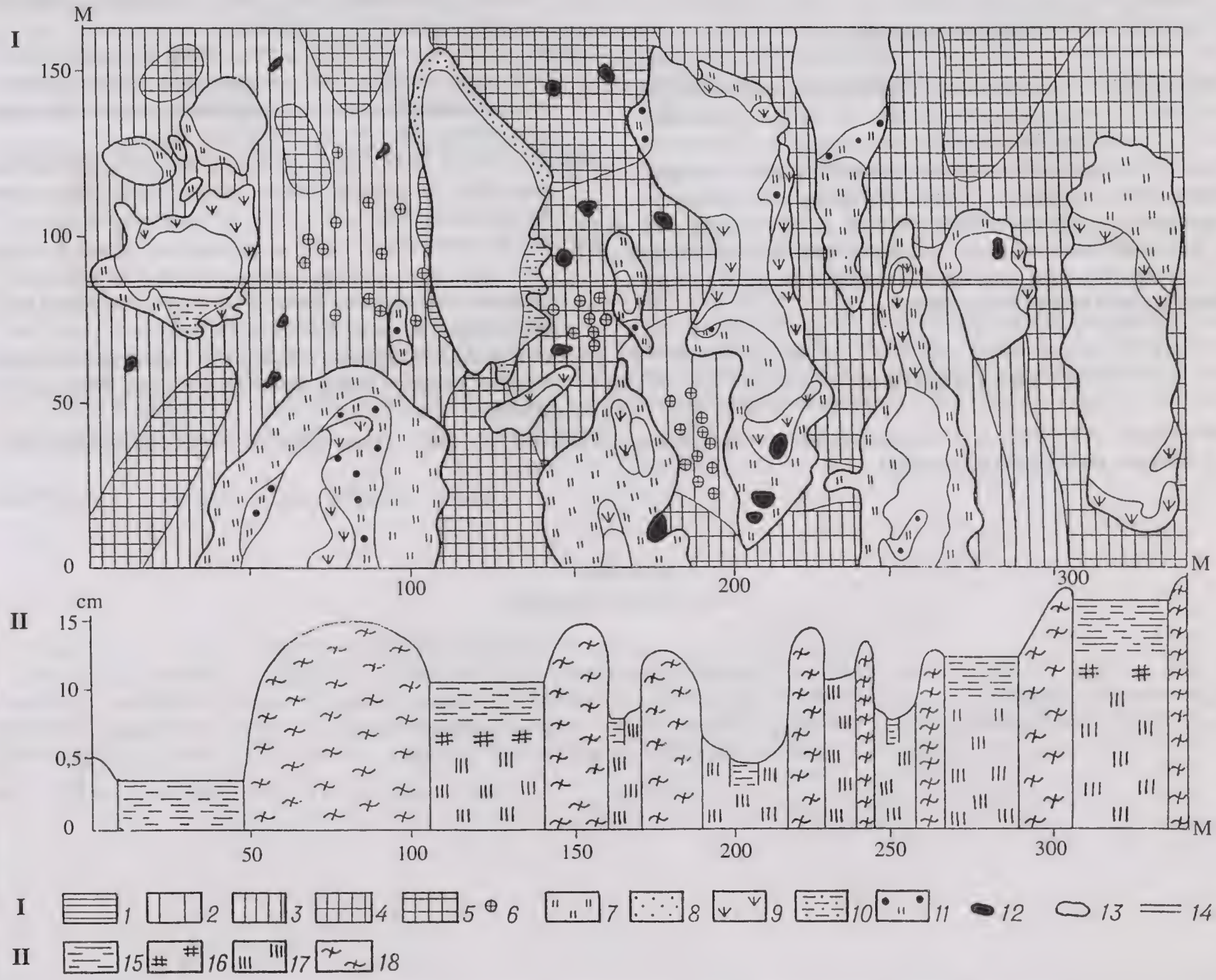
Cela fait penser à une affinité de ce type avec les tourbières atlantiques couvrant le relief (blankets bogs). Cette affinité se traduit non seulement par la structure de la surface qui suit le relief de la pente, mais aussi par la présence de certaines espèces communes (*Sphagnum compactum, S. papillosum*).

CONCLUSIONS

Le développement des tourbières indique que la dénudation, processus dominant dans les montagnes, est remplacée par l'accumulation. Le rôle des tourbières se traduit par une accumulation de tourbe entraînant l'aplatissement de la surface. Donc il va de soi que les tourbières sont concentrées aux niveaux inférieurs des montagnes dans les vallées où la dénudation s'arrête, et le développement des tourbières est le plus actif dans les vieilles montagnes en cours de destruction. En résumé, dans les conditions des basses montagnes de la taïga du Nord se sont formés

Source : MNHN

FIG. 4.– Structure d'un complexe de barrages, fosses et lacs secondaires dans la partie centrale de la haute tourbière.
The structure of ridge-pool-hollow complex of central part of raised bog.
I Groupements végétaux des barrages (1-6) - *Plant communities of ridges:*
1)- *Andromeda polifolia - Eriophorum vaginatum - Sphagnum fuscum*,
2)- *Pinus sylvestris - Betula nana + Vaccinium uliginosum + Ledum palustre - S. russowii*,
3)- *Pinus sylvestris - Empetrum hermaphroditum + Calluna vulgaris - Sphagnum fuscum - Cladinae*,
4)- *Pinus sylvestris - Empetrum hermaphroditum + Calluna vulgaris + Vaccinium uliginosum - Cladinae*,
5)- *Empetrum hermaphroditum + Calluna vulgaris - Cladinae*,
6)- *Pinus sylvestris* (hauts arbres - *high trees*) ; Groupements végétaux des fosses (7-11) (*plant communities of hollow*):
7)- *Andromeda polifolia - Trichophorum cespitosum* (*Eriophorum vaginatum*) - *Sphagnum balticum* (*S. lindbergii, S. majus*),
8)- *Trichophorum cespitosum* (*Eriophorum vaginatum*) - *Drosera rotundifolia - S. majus* (*S. balticum*),
9)- *Carex limosa* (*Scheuchzeria palustris*) - *S. lindbergii* (*S. majus, S. balticum*),
10)- *S. majus* + *S. lindbergii* (*S. balticum*),
11)- *Andromeda polifolia - Trichophorum cespitosum - Cladopodiella fluitans* ;
12)- Tâches de tourbe nue - *Spots of bare peat.*
13)- Lacs secondaires - *Pools.*
14)- Ligne du profil - *The profile line.*
II Coupe transversale et verticale - *Transversal and vertical profile*:
15)- Niveau d'eau dans les lacs secondaire - *The water level in pools*
16)- Restes végétaux en suspension dans la couche d'eau de fond - *The plant rests suspended in bottom water layer in pools.*
17)- Scheuchzeria-tourbe - *Scheuchzeria-peat.*
18)- Fuscum-tourbe - *Fuscum-peat.*



Source : MNHN

divers types de tourbières reflétant les particularités des montagnes, tout en gardant les caractères des types régionaux. Il y a aussi des tourbières spécifiques pour les pentes des montagnes : à *Carex* et *Amblystegiaceae* sur les terrasses du sous-étage de la toundra inférieure en Laponie et à sphaignes qui ont certains caractères des tourbières atlantiques dans les Vetrenyi Poias. Les mouvements néotectoniques entraînent, dans les tourbières des montagnes basses, des processus d'érosion, un drainage spontané et un auto assèchement de certaines parties des tourbières, accompagnées d'écoulement d'eau des lacs secondaires et des rimpis, d'une croissance de la strate arborescente et d'un affaiblissement, voire d'une disparition des mousses.

En conclusion, je voudrais attirer l'attention sur le fait que les liaisons écologiques du tapis végétal se rapportent à des époques diverses. Autrement dit, le tapis végétal en question, considéré comme une unité, est formé sous l'impact tant des facteurs écologiques actuels que passés. C'est surtout évident dans les tourbières où le dépôt de tourbe garde les traces des changements temporels de la végétation de façon bien précise.

REMERCIEMENTS

Je remercie les organisateurs du colloque pour la possibilité qu'ils m'ont donné de prendre part à ce colloque, de voir pour la première fois les Alpes et de publier cet article dans la revue, en l'honneur du professeur P. OZENDA dont les travaux dans le domaine de la biogéographie et de la cartographie sont hautement appréciés des botanistes-cartographes et des phytogéographes en Russie. Je suis reconnaissante au professeur de langue française L. KRAINSKAJA pour son aide, le docteur T. POLOZOVA pour la traduction en anglais et mon neveu I. KISLIAKOV qui a corrigé mon manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

BARSEGJAN, A., 1990.– *La végétation paludo-aquatique d'Armenie. Erevan* : 353 p. (en russe).

BOURNERIAS, M., 1990.– Un site botanique à conserver : le marais du Bourget à Cervières (Hautes-Alpes). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 137, 4/5 : 293-303.

ELINA, G. & YOURKOVSKAJA, T., 1988.– Écosystèmes des tourbières dans les montagnes basses de la taïga du Nord. *In* : LOPATIN, V. (ed.), *Écosystèmes des tourbières du Nord européen.* Petrosavodsk : 5-24. (en russe).

GAMS, H., 1958.– *Die Alpenmoore. Jahrbuch 1958 des Vereins zum Schutze der Alpen pflanzen und Tiere*. München : p 15-28.

GRÜNIG, A., VETTERLI, L. & WILDI, O., 1986.– Die Hoch- und Übergangsmoore der Schweiz. *Eidg, Anst. forstl. Versuchswesen,* 281. Birmensdorf : 62.

KHOLOD, S., 1994.– The structure and physiographical factors of formation of heterogeneous vegetational cover in the Lappland mountain tundra réserve (Kola peninsula). *J. Botanique,* 79 (9) : 73-86. (en russe, résumé anglais).

KLÖTZLI, F., 1970.– Über einige Moore und Quellsümpfe der Westalpen. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, 43. Stiftung Rübel* : 169-185.

KRATZ, K., 1963.– *Géologie des karelids en Carélie. Nauka, Leningrad* : 180 p. (en russe).

KRISAI, R., BURGSTALLER, B., EHMER-KÜNKELE, U., SCHIFFER, R. & WURM, E.– Die Moore des Ost-Lungaues. *Sauteria,* 5 : 240 p.

LAPCHINA, E. & MOULDIJAROV, E., 1995.– Marais de la réserve "Alataou de Kouznetsk". *In* : *Dans la réserve Alataou de Kouznetsk. Novosibirsk* : 43-58 (en russe).

MANNEVILLE, O. & BAIER, P., 1993.– Étude floristique et écologique de la tourbière des Creusates (Saint-François-de-Sales, Savoie). Comparaison avec les tourbières à sphaignes des Alpes du Nord Françaises. *Rev. Écol. Alp.,* 2 : 1-23.

NEKRASOVA, T., 1938.– The vegetation of the alpine and subalpine zones of the Tshuna-tundra on the Kola Peninsula. *Transactions of Lapland state réserve,* 1 : 7-176. (en russe, résumé anglais).

PAUTOU, G. & BAIER, P., 1983.– Le passage d'un espace aquatique à un espace semi-aquatique avec formation d'une tourbière à Sphaignes : exemple de l'étang et des marais du Grand-Lemps (Isère). *Bull. Soc. Linn.,* 6, 52 : 174-191.

RYBNIČEK, K. & RYBNIČKOVA, E.,1977.– Mooruntersuchungen im oberen Gurgtal, Ötztaler Alpen. *Folia Geobot., Phytotax.,* 12 : 245-291.

STEINER, G., 1982.– *Österreichischer Moorschutzkatalog*. Wien : 236 p.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 227-231

VERGLEICH ZWISCHEN DEN BERGÖKOSYSTEMEN DER ALPEN UND DER DINARIDEN SLOWENIENS*

Mitja ZUPANČIČ & Andrej SELIŠKAR

Institut de biologie, Centre scientifique d'Académie Slovène de Science et des Arts,
Novi trg 5, SI-1000 Ljubljana, Slovénie.

ZUSAMMENFASSUG
(Original beitrag)

Im Beitrag werden Vegetation und Flora der Ökosysteme der Alpen und der Dinariden Sloweniens verglichen, mit Bezug auf klimatische, geologische und pedologische Verhaltnisse. Die Unterschiede bestehen im Auftreten alpiner, borealer, südosteuropaisch-illyrischer, illyrischer Arten und auch einiger Endemiten. Deswegen kann man verschiedene pflanzengeographische Varianten der klimatogenen Gesellschaften und auch homologe Gesellschaftspaare in beiden Gebirgen vorfinden. Die Bewirtschaftung der Wälder und der Grasflächen solltei dem ökologischen Gleichgewicht jie näher sein, was bedeutet, daß extensiv .

SCHLÜSSEWORTE : Vegetation - Alpen - Dinariden - Slowenien.

RÉSUMÉ
(travail original)

COMPARAISON ENTRE LA VÉGÉTATION DE MONTAGNE DES ALPES ET DES DINARIDES DE SLOVÉNIE.
Dans l'article on compare la végétation et la flore des massifs des Alpes et des Dinarides de Slovénie en relation avec les conditions climatiques, géologiques et pédologiques. Les différences résident dans l'apparence des espèces de types alpin, boréal, sudoriental-illyrique, illyrique et aussi quelques endémiques. De ce fait, on peut trouver des variantes phytogéographiques des associations climatiques ainsi que des associations homologues dans les deux montagnes. La gestion des forêts et des prairies montagnardes doit respecter l'équilibre écologique, ce qui signifie qu'il doit être extensif.

MOTS CLÉS : Végétation - Alpes - Dinarides - Slovénie.

SUMMARY
(original scientific paper)

COMPARISON OF MOUNTAIN VEGETATION IN THE ALPS AND DINARIC (SLOVENIA)
In this paper the vegetation and flora of the Alps and Dinaric mountains are compared to climatic, geologic and soil conditions. Main differences have been found in presence of alpine, boreal, southeast-illyrian, illyrian and some endemic species. The result of floristical differentiation is the appearence of different phytogeographic variants of climax communities and homologous community pairs in both mountains. The management of forests and grasslands is proposed. It should be sustainable, that means less extensive.

KEY WORDS: Vegetation - Alps - Dinaric Alps - Slovenia.

* Manuscrit reçu le 7 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 2 octobre 1997.

Source : MNHN

Die Alpen Sloweniens (Julische Alpen, Kamniško-Savinjske Alpen, Karawanken) stellen den südöstlichsten Teil der europäischen Alpen dar und liegen im Nordwesten und Norden von Slowenien. Die Dinariden (Trnovski gozd, Nanos, Rog, Goteniški Snežnik, Notranjski Snežnik) sind im südwestlichen und südöstlichen Teil Sloweniens und erreichen hier ihre Nordwestgrenze.

Unterschiedlich sind geographische Lage, Geomorphologie, Relief und Orographie der beiden Gebirge. Die Alpen werden zu dem südostalpinen System gezählt, das eine hohe Reliefenergie, die höchsten Gipfel in Slowenien (Triglav 2863 m), sowie auch steile Abhänge und ein stark verzweigtes Relief (Grate, Gräben, Wildbäche, Steinwände, Schluchten, Alpentäler u.ä.) aufweist. Die Dinariden erstrecken sich in der dinarischen Richtung Nordwest-Südost, sind orographisch weniger bewegt, mit Gipfeln die kaum 1800 m Meereshöhe erreichen (Notranjski Snežnik 1796 m). Die Abhänge sind weniger steil als in den Alpen. Das Relief ist reich an Karsterscheinungen (Karstdolinen, kleine Täler, Rinnen, unterirdische Höhlen, Einsturzhöhlen u. ä.)

Das Klima ist überall kontinental und humid. Aufgrund kleiner Differenzierungen kann man zwei Klimatype, das alpin-kontinentale und das dinarisch-kontinentale unterscheden. Kleine Unterscheide bestehen in den Niederschlägen, der Temperatur und in der Dauer der Schneebedeckung (Tab. I.) (Atlas klime 1969). Die Winde sind in den Dinariden beständiger und stärker. Es herrschen Nordost- und Südwestwinde vor.

In den Alpen sind am häufigsten Triaskalke und Dolomite, weniger Jura- und Kreidekalke unterschiedlicher petrographischer Zusammensetzung zu finden. Stellenweise treten karbonische, permische und oligozäne Gesteine sowie Keratophyre aus dem Jura auf.

Die Dinariden sind vorwiegend aus Trias- und Kreidekalken sowie Dolomitgestein verschiedenartiger petrographischer Zusammensetzung aufgebaut. Jurakalke treten selten auf, kleinere Flächen bestehen aus Eozän-Flysch. In beiden Gebirgen ist demnach das Mutterkarbonatgestein ähnlich, Unterschied besteht im Vorhandensein kleinerere Kerne nichtkarbonatischer Gesteine.

Die Böden auf karbonatischen Gesteinen zeigen eine Abfolge von Rendzinen bis zu Braunkarbonatböden (Kalkkambisol). Sie unterscheiden sich nach Tiefe, Skelettierung und Versauerung des Humushorizontes. Auf saurem Gestein gibt es eutrische und distrische (saure) Braunböden oder sogar Ranker. Diese Böden sind bedingt durch den geringen Anteil von sauren Gesteinen kaum vertreten.

Die geographische Lage und Orographie der beiden Gebirge bedingen eine unterschiedliche Entwicklung von Flora und Vegetation. Die Pflanzenarten Zeigen verschiedenartige Verbreitung und Präsenz bzw. Deckungsweret auf. Gemeinsam ist ein hoher Anteil von mitteleuropäische Arten. Die Unterschiede bestehen vor allem im Auftreten alpiner, borealer, südosteuropäisch-illyrischer und illyrischer Arten und auch einiger Endemiten.

Nur in den Alpen Sloweniens kommen z. B. die folgenden Arten vor: *Aconitum tauricum, A. tauricum* var. *hayekianum, A. angustifolium, Allium kermesinum, Alyssum wulfenianum, Androsace chamaejasme, A. hausmanii, A. helvetica, Anemone baldensis, A. narcissiflora, A. trifolia, Arabis caerulea, A. vochinensis, Bartsia alpina, Campanula carnica, Campanula zoysii, Centaurea dichroantha, Cerastium julicum, C. subtriflorum, Cirsium spinosissimum, Cortusa matthioli, Crepis incarnata, Crepis terglouensis, Daphne striata, Dianthus sternbergii, Empetrum*

Tab. I.– Vergleich einiger klimatischer Parameter zwischen den Alpen und Dinariden (die Spannweite der Werte beruht aufgrund verschieedener Meereshöhen).

Comparaison des facteurs climatiques des Alpes et des Dinarides (valeurs différentes selon les différences d'altitude).

Comparison of climatic factors in the Alps and Dinaric mountains (different values are due to altitudinal range).

	ALPEN 300-2864 m	**DINARIDEN** 300-1796 m
Durchschnittliche jährliche Niederschlagsmenge	1750-3500 mm	1750-3000 mm
Durchschnittliche jährliche Niederschlagsmenge in der Vegetationsperiode	1000-1600 mm	900-1300 mm
Mittleres Datum des ersten Schneefalles	16. 9.-1. 11.	16. 10. - 1. 11.
Mittleres Datum des lezten Schneetages	16. 4. - 16. 6.	16. 4. - 16. 5
Durchschnittliche Jahrestemperatur	2° - 8°	3° - 8°
Durchschnittliche Jahrestemperatur in der Vegetationsperiode	6° - 14°	8° - 14°
Mittleres Datum der durchschnittlichen Temperaturen über 5° C	11. 4. - 1. 6.	1. 4. - 11. 5.
Mittleres Datum der durchschnittlichen Temperaturen über 10° C	11. 5. - 21. 7	1. 5. - 11. 6.

Source : MNHN

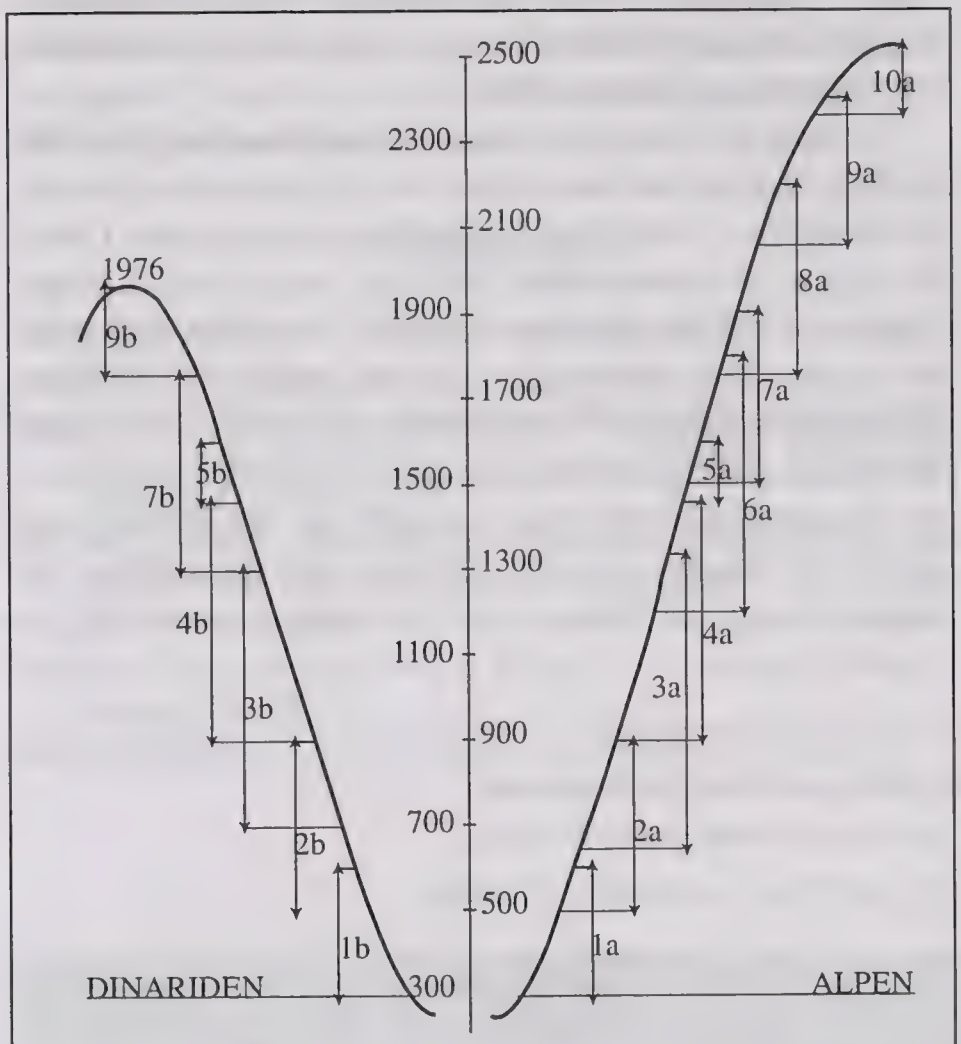


Abb. 1.– Pflanzengeographische Varianten klimatogener Gesellschaften in den Alpen und im dinarischen Gebirge Sloweniens.

Les variantes phytogéographiques des associations climatiques dans les Alpes et les Dinarides de Slovénie.

Phytogeographycal variants of climax communities in the Alps and Dinaric mountains of Slovenia.

Legende (Légend):

1a = *Hacquetio-Fagetum* var. geogr. *Anemone trifolia* /300-600 (700) m/
1b = *Hacquetio-Fagetum* var. geogr. *Geranium nodosum* /300-600 (700) m/
2a = *Lamio orvalae-Fagetum* var. geogr. *Dentaria pentaphyllos* /500-900 m/
2b = *Lamio orvalae-Fagetum* var. geogr. *Dentaria polyphyllos* /500-900 m/
3a = *Anemono trifoliae-Fagetum* s.lat.(650-1350/1500 m)
3b = *Omphalodo-Fagetum* (700/800 - 1200/1300 m)
4a = *Ranunculo platanifolii* var. geogr. *Hepatica nobilis* /900-1450 m/
4b = *Ranunculo platanifolii* var. geogr. *Calamintha grandiflora* /900-1450 m/
5a = *Polysticho lonchitis-Fageum* var. geogr. *Salix waldsteiniana* /1450-1600 m/
5b = *Polysticho lonchitis-Fageum* var. geogr. *Allium victorialis* /1450-1600 m/
6a = *Adenostylo glabrae-Piceetum* var. geogr. *Cardamine trifolia* /1200-1800 m/
7a = *Rhodothamno-Pinetum mugo* /1500-1900 m/
7b = *Pinetum mugo* /1300-1750 m/
8a = *Seslerio-Caricetum sempervirentis* /1700 - 2200 m/
9a = *Caricetum firmae* /2200-2400 m/
9b = *Edriantho graminifolii-Caricetum firmae* /1700 - 1796 m/
10a = *Potentilletum caulescentis* /2400-2800 m/ *Potentilletum nitidae*
Potentillo clusianae-Campanuletum zoysii

hermaphroditum, Eriophorum vaginatum, Festuca calva, F. laxa, Gentiana froelichii, G. lutea, G. terglouensis, Heracleum austriacum subsp. siifolium, Iris cengialti, Kernera saxatilis, Leucanthemum lithopolitanicum, Linum julicum, Loiseuleria procumbens, Luzula nivea, Moehringia villosa, Nigritella lithopolitanica, Oxycoccus microcarpus, Oxycoccus palustris, Papaver julicum, P. rhaeticum, Pedicularis julica, Primula wulfeniana, Pritzelago alpina subsp. alpina, Pulsatilla alpina, Ranunculus alpestris, R. seguieri, R. hybridus, R. traunfellneri, Rhodothamnus chamaecistus, Rhododendron ferrugineum Saxifraga sedoides, S. hohenwartii, S. burserana, S. aizoon, S. aizooides, S. caesia, S. tenella, Salix retusa, S. herbacea, S. reticulata, S. alpina, Sausurea pygmaea, Senecio abrotanifolius, Silene acaulis, Soldanella alpina, Sorbus chamaemespilus, Thlaspi kerneri, T. rotundifolium, Vaccinium uliginosum, Viola zoysii u.a (WRABER, 1996).

Vorwiegend in den Alpen kommen z. B. noch die Arten *Gentiana clusii, Gentiana kochiana, Homogyne alpina, Homogyne discolor* u. a. vor.

Nur in den Dinariden innerhalb der slowenischen Grenzen kommen unter anderen die nachstehenden Arten vor: *Acer obtusatum, Anthyllis montana* subsp. *jacquinii, Asparagus tenuifolius, Campanula justiniana, Crocus reticulatus, Daphne laureola, Dentaria polyphylla, Digitalis laevigata, Edraianthus graminifolius, Edraianthus tenuifolius, Epimedium alpinum, Festuca carniolica, Gladiolus illyricus, Grafia golaka, Hladnikia pastinacifolia, Helleborus dumetorum, H. atrorubens, Laserpitium krapfii, Melampyrum velebiticum, Muscari botryoides, Primula carniolica, Satureja subspicata* subsp. *liburnica, Sesleria autumnalis, Sesleria kalnikensis, Thymus balcanus* u. a (KALIGARIČ, 1994; POLDINI, 1989; WRABER, 1967).

Vorwiegend in den Dinariden Sloweniens treten noch die Arten *Aremonia agrimonoides, Allium victorialis, Calamintha grandiflora, Cardamine trifolia, Dentaria trifolia, Telekia speciosa, Geranium nodosum, Omphalodes verna, Stellaria montana, Potentilla carniolica* u. a. auf.

Die floristischen Unterschiede in den Alpen und in den Dinariden ist die Grundlage für das Auftreten pflanzengeographischer Varianten der klimatogenen Gesellschaften in beiden Gebirgen (ABB. 1). Da die beiden Gebirgssysteme unterschiedliche absolute Meereshöhen aufweisen, zeigen die einzelnen homologen Gesellschaften Verschiedenheiten in der Höhenausdehnung. (KOŠIR 1979, MARINČEK 1987, MARINČEK *et al.*, 1992, ZUPANČIČ 1987, 1994, ZUPANČIČ *et al.* 1995, ZUPANČIČ 1996 mscr.).

Ähnlich wie bei den klimatogenen sind auch bei den anderen Pflanzengesellschaften die Unterschiede in ihrer floristischen Zusammensetzung der Grund des Auftretens verschiedener Assoziationen (TAB. II). Für viele Gesellschaften kann man in beiden Gebirgen homologe Paare vorfinden. Beim Fehlen korespondierenden ökologi-

Source : MNHN

schen Verhältnisse (Geologie, Boden, Temperatur u. a.) können jedoch solche homologe Paare fehlen.

Die Bewirtschaftung der Wälder im alpinen und dinarischen Bereich muß vorsichtig geschehen. In beiden Gebirgen muß geachtet werden, daß die Standorte nicht zu stark ausgeholzt und geöffnet werden. Die Bewirtschaftung der einzelnen Assoziationen kann zwar verschieden sein, sie soll sich aber dem ökologischen Gleichgewicht nähernen, was bedeutet, daß größere Holzproduktion die Standorte nicht degradieren soll und die natürliche Erneuerung der Bestände ermöglicht wird. Dies trifft vor allem für Buchen, Tannen- und Fichtenwälder zu, die zum größten Teil Wirtschaftswälder darstellen. Im Bereiche der Alpen ist die günstige Art der Bewirtschaftung der Kullissenschlag. Im dinarischen Bereich ist die Plenterwirtschaft emfehlenswert. Strauchbestände haben vorwiegend eine Schutzrolle.

Natürliche Grasflächen und offene Gesellschaften der Klassen *Thlaspietea rotundifolii* und *Asplenietea trichomanis* befinden sich vor allem in subalpinen und alpinen Gürtel der Alpen, im slowenischen Teil des Dinarischen Gebirges jedoch nur auf den höchsten Gipfeln. Grasflächen in tieferen Lagen sind anthropozoogen entstanden. Vorwiegend sind diese Grasflächen Weidetriften, in den Alpen vor allem für Rinder, im dinarischen Bereiche zumeist für Schafe. In der Vergangenheit war die Intensität der Beweidung viel größer als heute, was vor allem in den Dinariden, zur Degradierung des Bodens, zu Erosionsprozessen und zu

Tab. II.– Häufigere Assoziationen in den Alpen und Dinariden Sloweniens.
Les associations les plus fréquentes dans les Alpes et Dinarides en Slovénie.
The most frequent plant communities in the Alps and Dinaric mountains of Slovenia.

ALPEN	DINARIDE
Rhododendro-Salicetum	*Salicetum glabrae*
Alnetum viridis	
Aconito paniculati-Fagetum	*Stellario glochidiospermae-Fagetum*
Homogyno sylvestris-Fagetum	*Omphalodo-Fagetum var. geogr. Anemone trifolia*
Luzulo-Fagetum var. geogr. Cardamine trifolia	
Ostryo-Fagetum var. geogr. Cardamine trifolia	*Ostryo-Fagetum var. geogr. Acer obtusatum*
Rhytidiadelpho lorei-Piceetum	*Lonicero caeruleae-Piceetum*
Laburno-Piceetum	*Hacquetio-Piceetum*
Mastygobrio-Piceetum	*Stellario montani-Piceetum*
Aposeri-Piceetum	*Ribeso alpini-Piceetum*
Prenantho purpureae-Piceetum	*Asplenio-Piceetum var. geogr. Omphalodes verna*
Rhamno fallici-Piceetum	
Sphagno-Piceetum	
Sphagno-Pinetum mugo	
Pino-Sphagnetum	
Orno-Pinetum nigrae	
Galio rotundifolii-Abietetum	*Neckero-Abietetum*
Bazzanio-Abietetum	
Blechno-Abietetum	
Orno-Ostryetum	*Querco-Ostryetum*
Cytisantho-Ostryetum	*Erico-Ostryetum*
	Telekietum spinosae
Seslerio-Caricetum sempervirentis	*Genisto-Caricetum mucronatae*
Pediculari julici-Brometum erecti	*Carici-Centaureetum rupestris seslerietosum juncifoliae*
Caricetum firmae	*Edriantho graminifolii-Caricetum firmae*
Potentilletum caulescentis	*Phyteumato-Potentilletum caulescentis*
Potentilletum nitidae	
Potentillo clusianae-Campanuletum zoysii	
Papaveri julici-Thlaspeetum rotundifolii	*Festuco carniolicae-Drypidetum jacquinianae*

Source : MNHN

Änderungen der floristischen Zusammensetzung führte. Auf Grund der Erfahrungen aus der Vergangenheit kann festgestellt werden, daß die Beweidung auf steileren Weideflächen extensiv sein muß.

LITERATUR

ATLAS KLIME SRFJ, 1969.– Izdanja hidrometeoroloke službe SFRJ, Beograd.

KALIGARIČ, M., 1994.– *Vegetacija suhih travišč na Primorskem krasu*. Doktorska disertacija, Odd. za biologijo, Biotehniška fakulteta. Ljubljana: 153 p.

KOŠIR, Z., 1979.– Ekološke, fitocenološke in gozdnogospodarske lastnosti Gorjancev v Sloveniji. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 17: 1-242, Ljubljana.

MARINČEK, L., 1987.– *Bukovi gozdovi na Slovenskem*, Delavska enotnost, Ljubljana:

MARINEČEK, L., L. MUCINA, M. ZUPANČIČ, L. POLDINI, I. DAKSKOBLER, M. ACCETTO, 1992.– Nomenklatorische Revision der illyrischen Buchenwälder (Verband Aremonio-Fagion). *Studia geobotanica*, 12: 121-135, Trieste.

POLDINI, L., 1989.– La vegetazione del carso Isontino e Triestino. Lindt, Trieste: 315 p.

ZUPANČIČ, M., 1987.– Šumske zajednice Jugoslavije - SR Slovenija.– *Šumarska enciklopedija*, 3: 411-418, Zagreb.

ZUPANČIČ, M., 1994.– Popravki imen nekaterih rastlinskih združb v luči novega kodeksa. *Hladnikia*, 2: 33-40, Ljubljana.

ZUPANČIČ, M., L. MARINČEK, SELIŠKAR, A., 1995.– Vegetacijski karti potencialno-naravne in realne vegetacije v merilu 1: 500.000. Ljubljana (sous presse).

WRABER, T., 1967.– Das Caricetum firmae des Notranjski Snežnik (1796). *Mitt. der Ostalpin-dinarischen pflanzensoziologischen Arbeitsgemeinschaft*, 7: 167-172.

WRABER, T., 1996.– The endemic flora of the slovene limestone Alps: an example of biodiversity. *In*: Cimerman, A. & N. G. Cimerman: Biodiversity, ECCO XIV. meeting, Ljubljana: 53-58.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 233-237

LATE-AND POST-GLACIAL IMMIGRATION PATTERNS OF SOME IMPORTANT PLANT SPECIES IN SWITZERLAND*

Conradin A. BURGA

University of Zurich, Department of Geography, Biogeography, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zurich, Suisse.
(cburga@geo.unizh.ch)

SUMMARY
(original scientific paper)

General aspects of Swiss Late-Würmian and Holocene plant immigration patterns have been briefly discussed. The following examples have been mentioned: Ericaceae, Plantago alpina, P. atrata, P. lanceolata, Pinus cembra, Picea abies *and* Alnus viridis. *The history of flora and vegetation provides important palaeoecological informations. Moreover, it gives evidence to the age and "stability" of plant communities. Finally, the knowledge of plant immigration ways can be a valuable source of plant breeding research.*

KEY WORDS: Plant immigration - Late- and Postglacial - Ericaceae - *Plantago alpina - Plantago atrata - Plantago lanceolata - Pinus cembra - Larix decidua - Picea abies - Alnus viridis.*

RÉSUMÉ
(travail original)

TYPES D'IMMIGRATION DE QUELQUES PLANTES IMPORTANTES PENDANT LE TARDI- ET POSTGLACIAIRE EN SUISSE.
Des aspects généraux d'immigration tardi-würmienne et holocène des plantes sont brièvement discutés. Les exemples suivants ont été mentionnés : Ericaceae, Plantago alpina, P. atrata, P. lanceolata, Pinus cembra, Picea abies *et* Alnus viridis. *L'histoire de la flore et de la végétation peut fournir d'importantes données paléoécologiques. De plus, les types d'immigration peuvent fournir des informations sur l'âge et la "stabilité" d'une communauté végétale. La connaissance des voies d'immigration des plantes peuvent constituer une source utile pour la culture des plantes.*

MOTS CLÉS : Immigration des plantes - Tardi- et Postglaciaire - Éricacées - *Plantago alpina - Plantago atrata - Plantago lanceolata - Pinus cembra - Larix decidua - Picea abies - Alnus viridis.*

INVESTIGATION AREA

The Swiss investigation area has been divided for this purpose into five regions: Jura, Plateau, Prealps, Central Alps and Southern Alps (including the South-Alpine valleys of the Simplon pass area, the Val Bregaglia, the Poschiavo valley and the Val Müstair). For this purpose have been checked the whole data of published Swiss pollen analyses and plant macrofossil analyses, i.e. a total of 612 profiles and diagrams. This information is established in the Swiss pollen data bank of the Department of Geography (Biogeography), University of Zurich.

GENERAL ASPECTS OF PLANT IMMIGRATION SINCE THE LATE-WÜRMIAN

Plant immigration, spread and establishment depends on a lot of complex factors or processes, i.e. diffuse biology and individual biological characteristics of plants, competition, succession, taphonomy, location of the glacial refugia, type of topography, rôle of nunataks, climate, geology, soil development etc. (see for example WALTER & STRAKA, 1970; BIRKS & BIRKS, 1980; LANG, 1994; BURGA & PERRET, 1998). Some examples of plant species which immigrated in Switzerland since the Late-Glacial should illustrate these complex interactions.

* Manuscrit reçu le 28 août 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 17 décembre 1997.

Source : MNHN

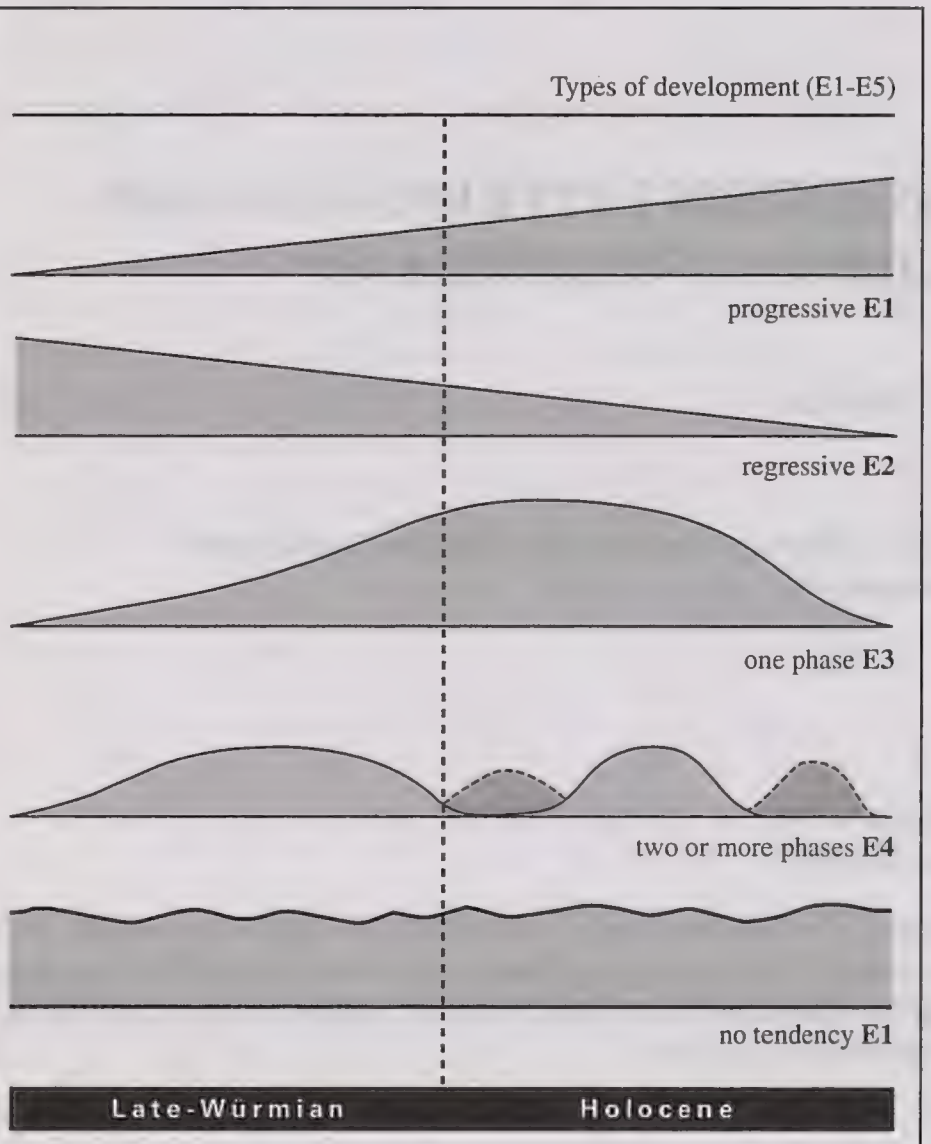


FIG. 1.– Late- and post-glacial immigration patterns of some plant species (scheme).

Types d'immigration de quelques plantes pendant le tardi- et postglaciaire (schéma).

During the Alleröd, *Pinus cembra* and *Larix decidua* immigrated into the Alps of the Grisons and the Valais, forming there a first "subalpine" forest belt. In contrast to the larch, the Swiss stone pine is good represented in the fossil pollen records (taphonomy). Later, during the Boreal and Older Atlantic, the spruce immigrated into the Eastern Swiss Alps (Grisons). The spread of *Picea* into the former established "subalpine" belt caused a new situation of competition between *Pinus cembra, Larix* and *Picea* (see sections 4 and 5). Thus, the *Pinus cembra-Larix* belt contracted and *Picea* established well into the changed "subalpine" forest belt. Regarding the post-glacial immigration and establishment of the mixed oak forest in the Swiss Plateau and the Prealps, a more or less distinct succession of the single tree species due to different migration rates can be stated. In most cases, *Ulmus* (migration rate 100-1000 m/a) immigrated first, *Quercus* and *Tilia* arrived later (migration rate 50-500 m/a).

Between 7000 and 6000 years BP, the silver fir immigrated into the Eastern Prealps and the Eastern Plateau from the Southeastern Alps (Grisons and Ticino). At around 6500 BP, *Picea* immigrated likewise in the same region. Thus, it arize a strong competition between *Abies* and *Picea* in the upper montane and the lower subalpine belt. Before *Fagus* immigrated (ca. 6000 years BP) from Northeast (region of the Lake of Constance), the lowland occurrence of *Abies* in the Eastern Prealps and the Eastern Plateau was at around 7000 BP much more abundant than later with the *Fagus* competition.

The most important glacial tree species refugia regarding Switzerland are the Apennines and the Balkans. Secondary refugia are the Carpathian Mountains and the Iberian Peninsula. Important immigration ways represent the main Alpine valleys, as for example the Inn-, Rhine-, Rhône- and Ticino-Valleys. Several plant species immigrated mainly from one (e.g. *Picea*) ore more (e.g. *Abies*) glacial refugia. For other plant species (e.g. *Pinus, Betula, Alnus,* Ericaceae) the glacial refugia are mostly unknown. Some of these species survived the Würmian probably on nunataks (e.g. *Alnus viridis* and probably several Ericaceae).

GENERAL PATTERNS OF IMMIGRATION AND SPREAD

Generally, one can distinguish five different patterns of plant immigration and spread since the Late-Würmian (see FIG. 1 and BURGA & PERRET 1998):

1. progressive development (E1), 2. regressive development (E2), 3. one phase development (E3),

4. two or more phases development (E4), 5. no tendency or very few information (E5).

SOME EXAMPLES OF PLANT IMMIGRATION PATTERNS

The pollen data of the heather family (Ericaceae) show in the Prealps and the Central Alps a typical progressive development (E1) since the Late-Würmian (see the time-space diagram, FIG. 2). In Late-Würmian sediments this plant family is represented mainly by *Calluna* and the *Vaccinium*-type. The first pollen tetrads have been found in the Oldest Dryas. During the Bölling and mainly the Alleröd, the immigration of the Ericaceae has been more intensified. *Calluna, Vaccinium* and *Rhododendron* immigrated and established mainly as undershrubs of the *Larix-Pinus cembra*-forest in the Central Alps during the Alleröd and at the begin of the Holocene (Preboreal-Boreal). During the late Holocene, the Ericaceae shrubs often spread over a big area of the timberline-ecotone due to man influence (forest clearing, farming, pasturage).

Completely different quaternary development patterns show in the Swiss Plateau the three *Plantago* species *Plantago alpina, P. atrata* and *P. lanceolata* (FIG. 3). The time-space diagram of the alpine plantain (FIG. 3) shows in

Source : MNHN

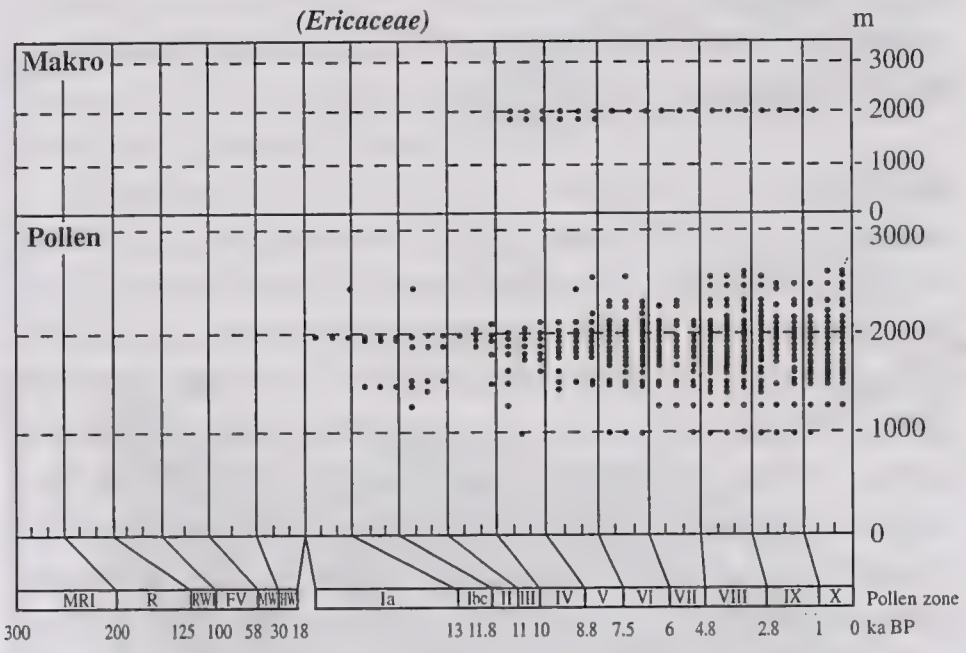
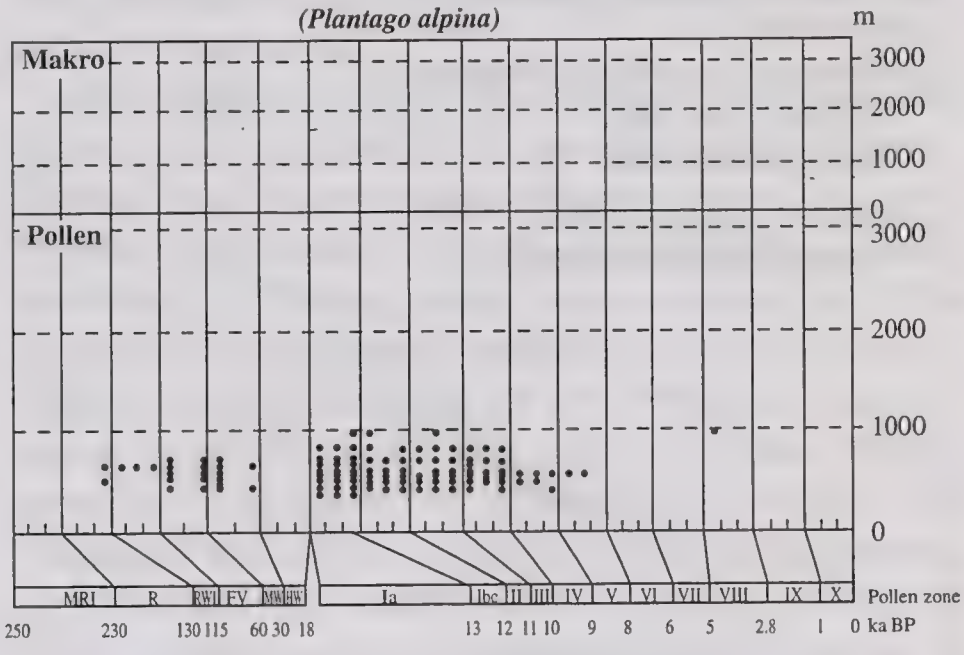
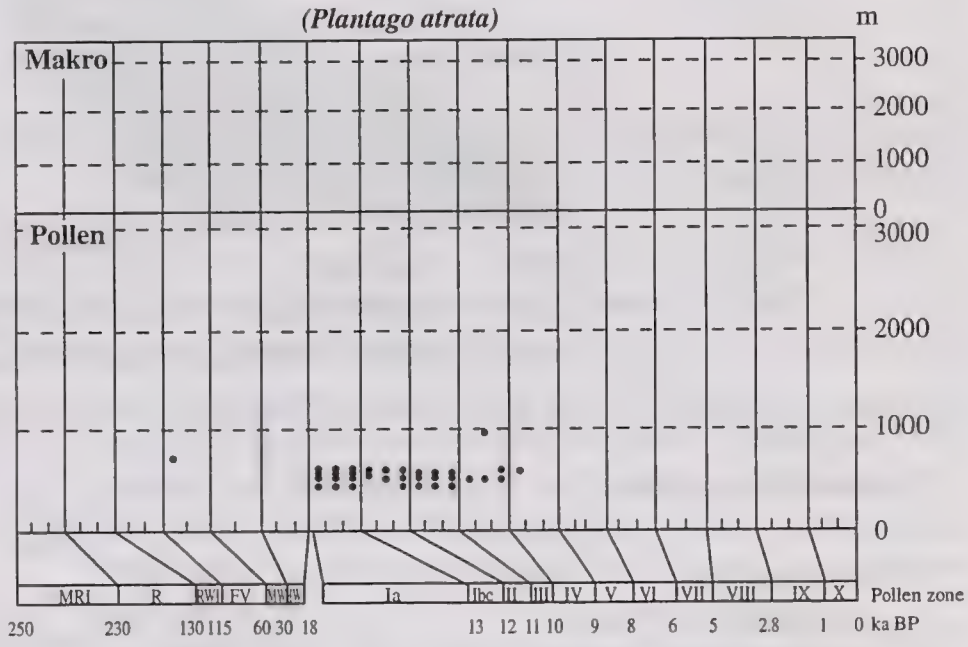


FIG. 2.– Time-space diagram to the late- and post-glacial development of the Ericaceae in the Central Alps.
Diagramme du développement tardi- et postglaciaire des Ericacées dans les Alpes centrales.





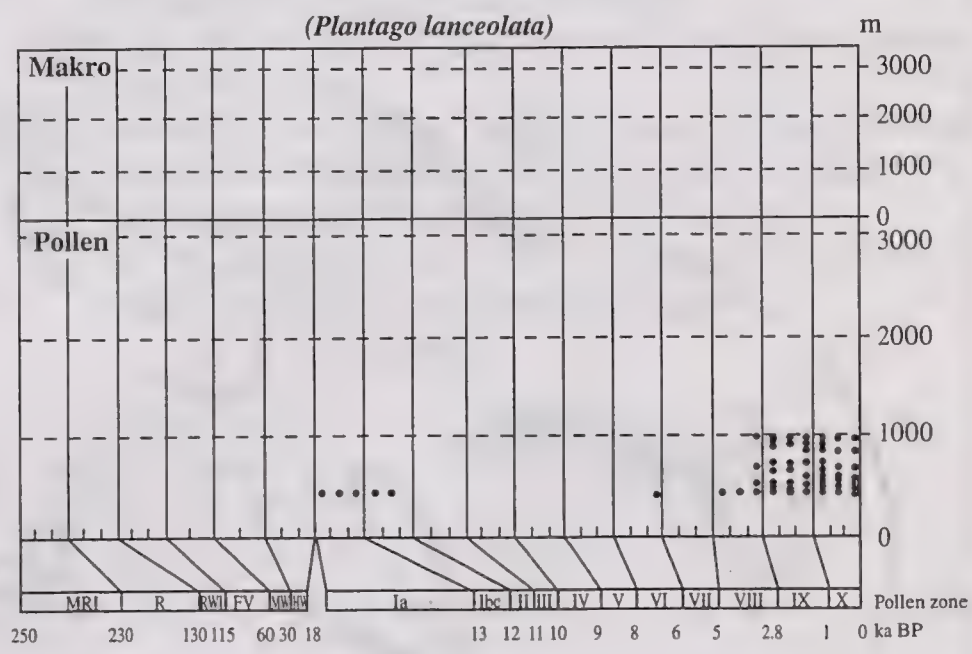


FIG. 3.– Time-space diagram to the late- and post-glacial development of *Plantago alpina*, *P. atrata* and *P. lanceolata* in the Swiss Plateau.
Diagramme du développement tardi- et postglaciaire de Plantago alpina, P. atrata *et* P. lanceolata *du Plateau Suisse.*

the Swiss Plateau a Late-Würmian main phase (Oldest Dryas to the Younger Dryas) during the Late-Würmian and a very distinct recession since the Preboreal (E2, E3). *Plantago alpina* settled first very quickly in light demanding vegetation types like grassland and non forested areas. After the early holocene climate change and due to the establishment of post-glacial forest vegetation (Scots pine forest and mixed oak forest), the area of the alpine plantain become in lower located regions very restricted, in contrast to higher elevated regions of the Alps, where *Plantago alpina* established after the retreat of the late-glacial and early holocene glaciers mainly in subalpine and alpine grassland. A similary change of area can be stated for *Plantago atrata* (E2, E3, FIG. 3). The late-glacial occurrence of *Plantago lanceolata* in Switzerland is very weak, in contrast to the both former mentioned plantain species. Moreover, the post-glacial establishment of the ribwort plantain starts much later in the late Holocene (E1, FIG. 3). The spread of *Plantago lanceolata* into the whole Swiss area is connected with the early human impact. Fossil pollen records are used as classical anthropogenic indicators.

In the Central Alps, the Swiss stone pine (*Pinus cembra)* immigrated together with the larch, established during the Alleröd the first "subalpine" coniferous forests and achieved its maximal altitudinal extension during the early and middle Holocene. The late Holocene recession of *Pinus cembra* is mainly due to man's impact on the subalpine vegetation belt (one phase development, E3). Figure 4 shows two Central Alpine main areas of *Pinus cembra*, which has been established since the Boreal. One can distinguish a Western (Valais, Penninian Alps) and a Eastern (Grisons, Engadine valley, Avers valley) area with more or less a gap of *Pinus cembra* occurrence in the Furka and Grimsel pass

Source : MNHN

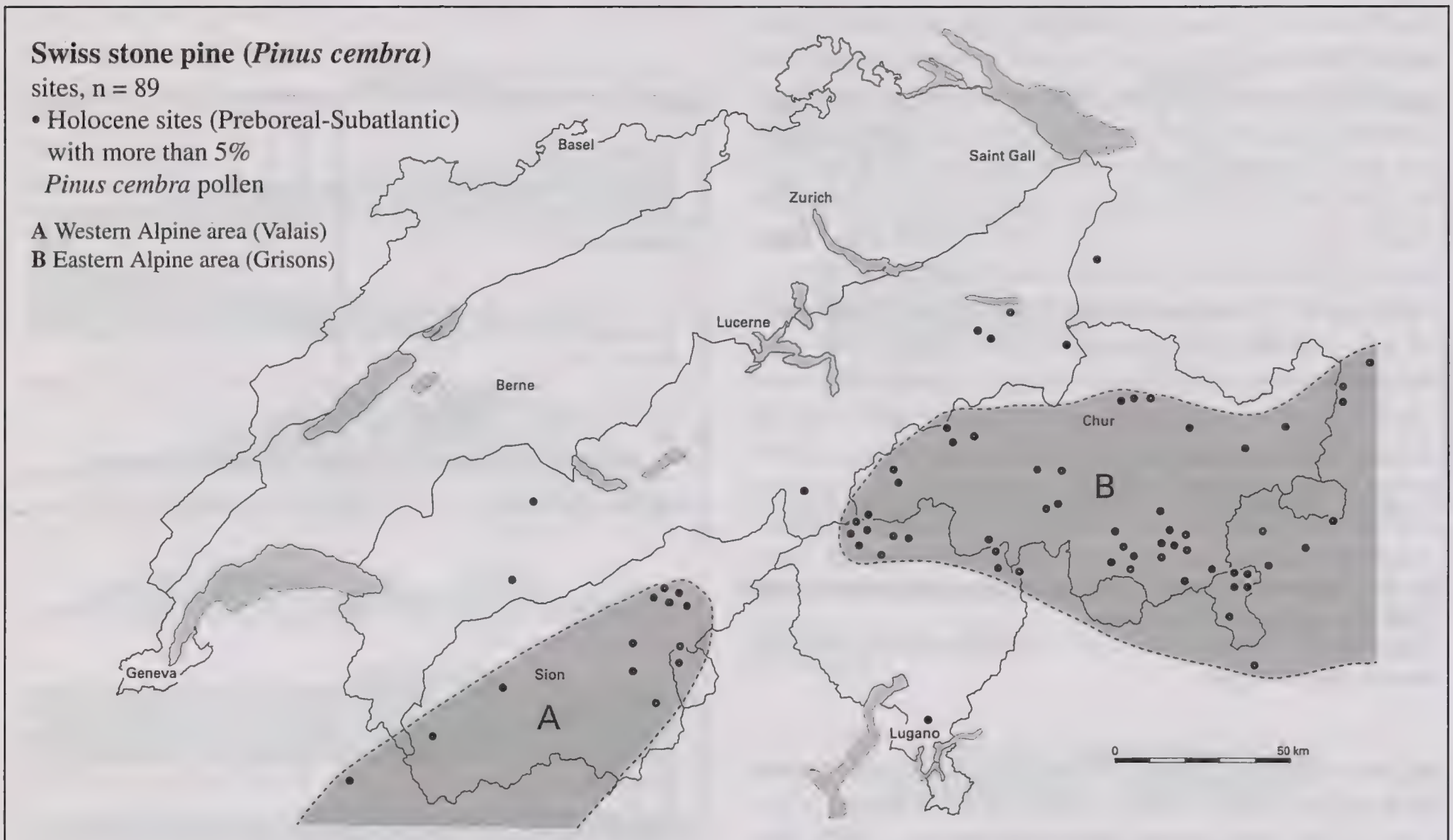


FIG. 4.– Central Alpine holocene occurrence of *Pinus cembra* according to pollen and macrofossil finds in Switzerland.
Répartition holocène de Pinus cembra *en Suisse d'après le pollen et les macrorestes fossiles.*

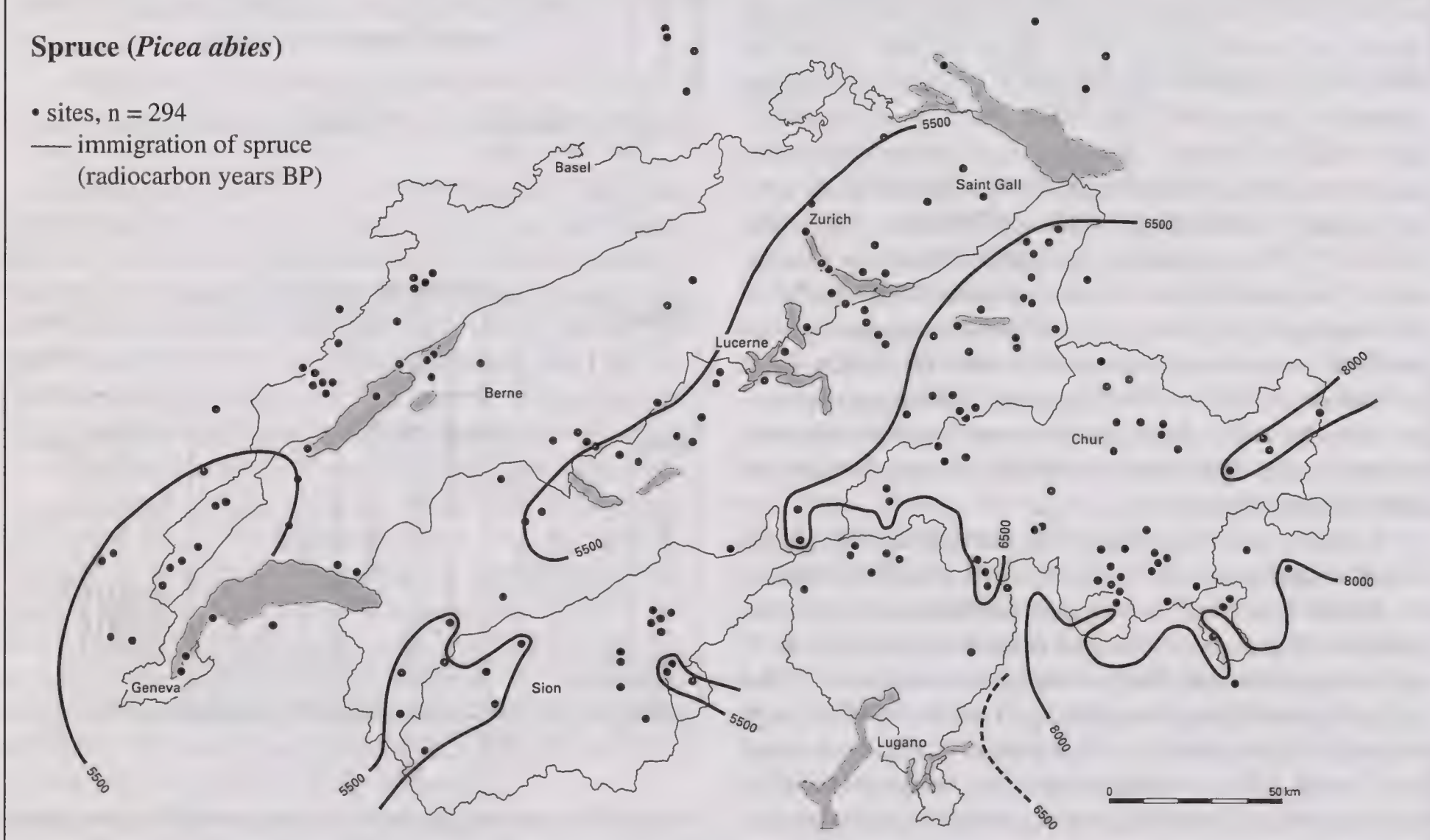


FIG. 5.– Post-glacial immigration ways of *Picea abies* according to pollen and macrofossil finds in Switzerland.
Voies d'immigration postglaciaire de Picea abies *en Suisse d'après le pollen et les fossiles macrorestes.*

Source : MNHN

region. This is probably due to different late-glacial immigration ways from Northeastern and Southwestern European glacial refugia. The glacial refugia of *Pinus cembra* and *Larix decidua* are regarding Switzerland still unknown (BURGA & PERRET, 1998).

The spruce (*Picea abies*) shows in the Central Alps generally a progressive development (E1), in the Prealps and in lower located areas a pattern of two or more phases (E4) and a general immigration way from the Eastern to the Western Alps (FIG. 5). Main immigration paths are areas in the Eastern and Southeastern Grisons, e.g. Lower Engadine valley, Upper Valtellina valley, Poschiavo valley and the Splügenpass area. At around 8000 BP, *Picea abies* immigrated from the Eastern Alps (Italy) into these areas. At 6500 BP the spruce reached the line Säntis-Glaris-Oberalp pass-San Bernardino. 1000 years later, the area of *Picea* reached the region of Lucerne and the Lake of Thoune. At 5500 BP the Simplon pass and Col de la Forclaz were crossed northwards by the spruce. In the Southwestern Jura, the spruce of Mount Risoux immigrated at around 5500 BP via a separate way, probably from the Savoy Alps (fig. 5). There are a lot of palynological evidence concerning the immigration and the establishment of *Picea abies* (BURGA & PERRET, 1998). These Western and Eastern Alpine main immigration paths of *Picea* have been confirmed by a complete different method, i.e. the investigation of the genetic variation of high elevated spruce populations in Switzerland (MÜLLER-STARCK 1995, BURGA & MÜLLER-STARCK, in prep.).

CONCLUSIONS

The flora and vegetation history provides valuable contributions to the development of climate and environment. The reconstruction of palaeoenvironments is connected with a lot of very complex factors (see section 2) and therefore it needs investigations based on different methods (see e.g. BERGLUND, 1986). One particular aspect is the question of the stability and the age of plant communities. Based on our flora history knowledge, some forest communities like the larch-Swiss stone pine forest (Larici-Pinetum cembrae), the subalpine spruce forest (Piceetum subalpinum) and the subalpine alder scrub (Alnetum viridis) seem to be very stable plant communities.

The larch-Swiss stone pine forest established in the Central Alps ca. 12 000 years ago (Alleröd) and is therefore one of the oldest forest communities of the Alps. The Piceetum subalpinum developed much later between 8000 and 6000 BP. The competition between spruce and Swiss stone pine led partly to a recession of the latter in the lower subalpine belt (see BURGA & PERRET, 1998). The immigration and spread of *Alnus viridis* is often connected with the immigration of spruce. At the same time developed the typical tall herbaceous vegetation, which occurs together with the Alnetum viridis. Furthermore, the knowledge of plant immigration ways can be an important source of breeding research (e.g. *Picea abies, Abies alba,* MÜLLER-STARCK 1995, HUSSENDÖRFER & MÜLLER-STARCK, 1994).

REFERENCES

BERGLUND, B.E. (ed.), 1986.– *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology.* Wiley & Sons, Chichester: 869 pp.

BIRKS, H.J.B. & BIRKS, H.H., 1980.– *Quaternary Palaeoecology.* Arnold, London: 289 pp.

BURGA, C.A. & PERRET, R., 1998.– *Vegetation und Klima der Schweiz seit dem jüngeren Eiszeitalter. Vegetation and climate history in Switzerland during the later Pleistocene and Holocene.* Ott Verlag Thun: 832 pp.

BURGA, C.A. & MÜLLER-STARCK, G., in preparation.– Palynologic and genetic investigations of spruce (*Picea abies*) and silver fir (*Abies alba*).

HUSSENDÖRFER, E. & MÜLLER-STARCK, G., 1994.– Genetische Inventuren in Beständen der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) - Aspekte der nacheiszeitlichen Wanderungsgeschichte. *Schweiz. Z. Forstwes.,* 145 (12): 1021-1029.

LANG, G., 1994.– *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas.* Fischer Verlag, Jena: 462 pp.

MÜLLER-STARK, G., 1995.– Genetic Variations in High Elevated Populations of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) KARST.) in Switzerland. *Silvae Genetica,* 44 (5-6): 356-362.

WALTER, H. & STRAKA, H., 1970.– *Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik.* Ulmer, Stuttgart: 478 pp.

Source : MNHN

Source : MNHN

Ecologie, t. 29 (1-2) 1998 : 239-246

ÉVOLUTION DES PEUPLEMENTS FORESTIERS DANS L'ÉTAGE SUBALPIN : LES FORETS A BASE DE PIN CEMBRO (*Pinus cembra* L.)*

Helfried OSWALD

Institut National de la Recherche Agronomique, Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes
Avenue A. Vivaldi, F-84000 Avignon, France.
(oswald@avignon.inra.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

*THE EVOLUTION OF SUBALPINE FOREST ECOSYSTEMS : THE CASE OF STONE PINE (*Pinus cembra *L.) FORESTS.*
Stone pine ecosystems constitute the upper timber line in the inner Alps and often the climax formation. Some of them are still close to natural forests, while others have been profoundly modified by humans.
*The actual range of Stone pine in France is one of the smallest. It can be found sometimes in pure stands but most frequently in mixtures with larch (*Larix decidua *Miller) or with Pinus uncinata* Ram. *Stone pine is actually extending its range at the upper timber line where it colonises slowly but surely the space above and below.*
A short analysis of the ecology and the growth of Stone pine and the presentation of data concerning a sub-natural stand provide some indications for sustainable management of these multi-purpose formations (protection, production, landscape, leisure...).

KEY WORDS: *Pinus cembra* L. - Forest ecosystem - Dynamics - Growth and yield - Ecology - Alps.

RÉSUMÉ
(travail original)

Les écosystèmes forestiers à base de pin cembro forment dans les Alpes internes la limite supérieure de la forêt et y constituent souvent la formation climacique. Certains sont restés très proches d'un état naturel, d'autres ont été profondément modifiés par l'homme.
*L'aire actuelle du pin cembro en France est très plus réduite. Le pin cembro forme parfois des peuplements purs, mais le plus souvent il se trouve en mélange avec le mélèze (*Larix decidua *Miller) ou le pin à crochets (*Pinus uncinata *Ram.). Il est aujourd'hui en pleine expansion à la limite supérieure de la forêt, où il colonise très lentement mais sûrement la " zone de combat " et les peuplements sous-jacents.*
L'analyse succincte de l'autécologie et de la croissance du pin cembro et la description de l'évolution d'un peuplement subnaturel permettent de dégager quelques éléments pour une gestion forestière durable de ces formations aux fonctions multiples (protection, production, paysage, loisirs...).

MOTS CLÉS : *Pinus cembra* L. - Écosystèmes forestiers - Dynamique - Croissance et production - Écologie - Alpes.

INTRODUCTION

Depuis les temps préhistoriques, les forêts de montagne de l'arc alpin subissent une influence humaine croissante. La création de pâturages à la limite supérieure de la forêt et sur les adrets et la colonisation progressive des vallées ont dégradé et réduit les forêts simultanément par le haut et par le bas. Les activités minières et notamment les salines ont souvent conduit à d'importants déboisements ou dégradations dans certaines régions des Alpes. Cette dévastation des forêts de montagne a progressé, en suivant les évolutions démographiques, depuis l'époque illyro-romaine jusqu'à la fin du XVIII^{e} siècle.

Les conséquences de ces agressions continuelles ne se sont pas faites attendre, et, au milieu du siècle dernier, les populations s'émurent de l'augmentation considérable de la fréquence et de l'ampleur des inondations, des crues torrentielles avec écoulement de lave, des avalanches, des

* Manuscrit reçu le 14 octobre 1996; version révisée acceptée pour publication le 15 septembre 1997.

Source : MNHN

glissements de terrain, des éboulements et de l'érosion en général, lesquels provoquaient des pertes humaines et une diminution sensible des rendements agricoles.

C'est alors que des études botaniques, géologiques et forestières sur les forêts de montagne ont vu le jour et que des travaux importants de correction des torrents et de reboisement furent entrepris dans tous les pays alpins. En France, la loi de 1860 sur le "reboisement en montagne" et celle de 1882 sur la "restauration et la conservation des terrains en montagne" ont permis, entre autres, le reboisement de près de 260000 ha dans les Alpes, le Massif Central et les Pyrénées (SAILLET, 1991). Mais ces recherches et ces travaux ont connu un ralentissement important à partir de la première guerre mondiale.

La déprise agricole, qui s'est accélérée depuis la fin du siècle dernier, a nettement réduit l'emprise humaine sur la forêt, notamment dans l'étage subalpin, entraînant l'abandon successif des pâturages, prairies de fauche d'altitude et terres arables, ce qui a permis ainsi une reconquête progressive, mais très lente, par la forêt. Comme l'écrivait BARTOLI (1966) "l'homme recule, la forêt avance".

Ce n'est que depuis les années cinquante que les recherches sur les écosystèmes forestiers de haute montagne, leur écologie et leur aménagement sylvicole ont connu à nouveau un certain développement. Plus récemment, la conférence ministérielle pour la protection des forêts en Europe qui s'est tenue à Strasbourg en 1990 a adopté la Résolution N° 4 (" Adaptation de la gestion des forêts de montagne aux nouvelles conditions d'environnement").

LES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS À BASE DE PIN CEMBRO

Dans ce qui suit, nous nous limiterons aux écosystèmes forestiers à base de pin cembro qui sont typiques de l'étage subalpin dans les Alpes internes. Le pin cembro y forme des peuplements purs, ou, le plus souvent, mélangés avec le mélèze ou, plus rarement, avec le pin à crochets. En débordant fréquemment les Alpes internes, il est en mélange avec l'épicéa commun (*Picea abies* Karst.) et/ou avec le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.).

Le pin cembro, qui dans les Alpes internes constitue souvent la formation "climacique" de l'étage subalpin, figure en France parmi les essences naturelles dont l'aire de répartition (environ 12500 ha) est très réduite. Son écologie particulière le situe, avec le mélèze et le pin à crochets, parmi les rares essences forestières capables de former la limite supérieure de la forêt dans les massifs alpins. Il est aujourd'hui en pleine expansion naturelle à la limite supérieure de la forêt, où il colonise très lentement mais sûrement la zone de dislocation ("zone de combat"). Largement utilisé au siècle dernier comme essence de reboisement dans le cadre de la "Restauration des Terrains en Montagne" (R. T. M.), de nombreux peuplements artificiels témoignent aujourd'hui de son succès et de son intérêt.

Les écosystèmes forestiers de l'étage subalpin et notamment ceux à base de pin cembro présentent dans toute leur diversité une assez grande homogénéité écologique (climatique, édaphique et floristique). Ils ont été largement décrits sur le plan phytogéographique et phytosociologique par de nombreux auteurs (BRAUN-BLANQUET, 1961 ; ELLENBERG, 1978 ; OZENDA, 1981, 1984...). Certains de ces écosystèmes sont restés très proches d'un état subnaturel, d'autres ont été profondément modifiés, voire dégradés, par l'homme, tandis que d'autres encore ont été créés au cours des 130 dernières années.

En France, BARTOLI (1966) a décrit sur le plan écologique les principales formations forestières de la Haute Maurienne. FOURCHY (1968), dans sa note sur le pin cembro dans les Alpes françaises, indique les limites de son aire et compare son comportement écologique et forestier à celui du mélèze. BONO & BARBERO (1971) ont décrit les cembraies des Alpes cottiennes et divers auteurs, comme CADEL & GILOT (1963) pour le Briançonnais, ont également décrit ces formations sur le plan phytosociologique dans le cadre des "*Documents de la Carte de la Végétation des Alpes*" de l'Université Joseph FOURIER de Grenoble sous la direction de P. OZENDA. C'est aussi dans ce cadre que la recherche forestière autrichienne en collaboration avec l'Université d'Innsbruck a pu publier, avec la participation financière de l'Université Joseph FOURIER de Grenoble, la carte de la végétation actuelle du Tyrol à l'échelle du 1/100000 (SCHIECHTL & STERN, 1981).

LES CONDITIONS CLIMATIQUES ET ÉDAPHIQUES DANS L'ÉTAGE SUBALPIN

Bien que l'on ne puisse pas parler d'un climat type, les conditions bioclimatiques générales dans l'étage subalpin des Alpes internes, tout en présentant des variations clinales, sont dans l'ensemble assez comparables. Elles sont plutôt du type "continental" et caractérisées par :

- Des températures de l'air et du sol très basses avec des fortes amplitudes journalières et saisonnières (des températures de l'air de l'ordre de - 30 °C sont fréquentes au-dessus du sol ou de la neige et des températures extrêmes d'environ + 80 °C ont été observées à la surface de certains sols) ;
- Un nombre de jours de gel de 190 à 230 ;
- Une radiation globale importante ;
- Une humidité atmosphérique faible ;
- Des précipitations annuelles comprises entre 800 et 1 100 mm, dont 40 à 50 % sous forme de neige ;
- Une durée d'enneigement de plus de 175 jours.

Source : MNHN

Bien que l'on trouve le pin cembro sur quasiment toutes les roches-mères, il semble cependant montrer une certaine préférence pour les roches siliceuses et les sols à humus brut sans hydromorphie. Les types de sol sont donc essentiellement constitués de différentes variantes de podzols ou de sols podzoliques, de rankers d'érosion à humus brut et, sur roche-mère calcaire, de sols humo-calcique ou lithocalcique à mor. Notons cependant que le pin cembro peut également coloniser des éboulis anciens et les fentes dans des barres rocheuses (cf. dissémination des graines). Les différents types de sols de l'étage subalpin ont été décrits par de nombreux auteurs (PALLMANN & HAFFTER, 1933 ; NEUWINGER & CZELL, 1963 ; BARTOLI, 1966 ; NEUWINGER, 1967 ; SOUCHIER, 1971…)

L'IMPORTANCE DE L'EXPOSITION ET DU RELIEF

Tous les auteurs accordent une importance primordiale à la configuration du terrain avec son micro-relief (articulation d'un versant en replats, crêtes et couloirs) et ses sous-expositions qui créent des conditions microclimatiques et microédaphiques particulières. C'est aussi à ce niveau que le vent prend toute son importance car il conditionne la répartition de l'épaisseur du manteau neigeux et sa durée. Les différentes formations végétales, disposées en zonation et/ou en mosaïque, reflètent assez fidèlement ces diverses conditions écologiques locales et constituent ainsi des indicateurs précieux pour le forestier. Cette influence du relief est particulièrement visible dans la zone de dislocation ou "zone de combat", entre la limite supérieure actuelle de la forêt et sa limite "potentielle", mais elle peut se voir également dans les clairières et coupes, et, à un degré moindre, à l'intérieur des peuplements.

L'AUTÉCOLOGIE DU PIN CEMBRO

Depuis une cinquantaine d'années de très nombreuses études écophysiologiques ont permis de caractériser l'autécologie du pin cembro mais également celles du mélèze et de l'épicéa commun. Les résultats essentiels de ces recherches sur le pin cembro ont été analysés et largement résumés sous la forme d'une monographie par CONTINI & LAVARELO (1982) et on y trouve aussi une importante bibliographie.

Le pin cembro est parfaitement adapté aux rudes conditions bioclimatiques de l'étage subalpin par sa résistance au gel et au vent, ainsi que par la régulation de ses échanges gazeux, ce qui l'avantage nettement vis-à-vis des autres essences forestières.

La particularité de la dissémination de ses graines, qui, pour 80 à 90 %, sont dispersées par le casse-noix moucheté (*Nucifraga caryocatactes caryocatactes*) surtout au-dessus mais aussi à l'intérieur de la forêt, contribue singulièrement à la colonisation de la "zone de combat" à partir des crêtes et croupes (OSWALD, 1963 ; CROCQ, 1978). Contrairement au mélèze, les graines du pin cembro trouvent leurs meilleures conditions de germination (humidité, température) dans les couches d'humus.

Dans son jeune âge le pin cembro est très sensible aux attaques de champignons, notamment à celles de *Phacidium infestans* Karst., dont l'importance des dégâts (pertes foliaires) est étroitement liée à la hauteur et à la durée du manteau neigeux (DONAUBAUER, 1980). Citons également des dégâts de gibier (cerf, chevreuil, bouquetin et chamois) qui peuvent mettre en cause, localement, toute régénération.

Il faut également mentionner sa longévité qui peut atteindre près de 1 000 ans. CONTINI & LAVARELO (1981, 1982) ont trouvé dans le Briançonnais, à 2 300 m d'altitude, des arbres âgés de plus de 600 ans (hauteur totale : 18 m, diamètre à 1,3 m : 120 cm).

On trouvera chez AULITZKY & TURNER (1982) une excellente synthèse sur plus de 20 années d'observations et de recherches bioclimatiques, écologiques et forestières menées à Poschach/Obergurgl dans le Ötztal (Tyrol, Autriche) dans une forêt subnaturelle de pin cembro et de mélèze, entre 1820 et 2 440 m d'altitude. Il faut également citer le très important dispositif expérimental du Stillberg, dans le Val Dischma (Davos, Suisse) où des recherches bioclimatiques, écophysiologiques et forestières sont menées depuis 1958 par l'Institut Fédéral de Recherches sur la Forêt, la Neige et le Paysage (HÄSLER, 1994).

STRUCTURE, CROISSANCE ET PRODUCTION DES CEMBRAIES

Les études et inventaires forestiers dans les forêts subalpines font tous clairement apparaître la très grande diversité des peuplements à base de pin cembro : diversité des conditions écologiques (micro-relief), diversité de la densité du couvert, diversité au niveau des mélanges notamment avec le mélèze, diversité au niveau de la structure, qui dans l'ensemble est irrégulière (les arbres sont d'âge inégal) ; toutes les phases de développement (" initiale", "optimale", "terminale" et "rajeunissement") se rencontrent dans des proportions variées, formant souvent une mosaïque dont les éléments sont aussi de taille très variable.

Bon nombre des peuplements sont très clairs et se trouvent dans un stade de vieillissement avancé ou même de dislocation où la régénération naturelle est généralement jugée très insuffisante et difficile à obtenir. Des peuplements purs et denses de pin cembro sont rares et on les trouve le plus souvent dans les stations d'accès difficile pour l'homme et/ou pour le bétail.

De nombreux auteurs (MAIR, 1967 ; SCHIECHTL, 1967) pensent que dans les conditions naturelles, aussi bien dans les Alpes que dans d'autres régions de montagne, la zone de dislocation est généralement étroite et que les peuplements, partout où les conditions édaphiques le permettent, sont fer-

Source : MNHN

més et denses mais de structure irrégulière ; ils devraient être maintenus dans cet état pour pouvoir assurer leur fonction de protection.

Dans les forêts subalpines, que ce soit dans les cembraies, les mélézins ou les pessières, on rencontre très souvent, notamment dans la zone de dislocation, des groupes d'arbres formant parfois un seul et unique houppier. Ces petits collectifs d'arbres constituent un important élément stabilisant dans le jeune âge.

La croissance en hauteur et en diamètre présente un éventail important. Ainsi, dans l'étage montagnard supérieur, en forêt de production, on trouve parfois des peuplements denses et purs dont la hauteur dominante peut atteindre 25 m avec des volumes sur pied de 400 à 600 m^3/ha et un accroissement courant de 3 à 5 m^3/ha/an. Dans l'étage subalpin, vers la limite supérieure de la forêt, la croissance ralentit fortement, les volumes sur pied sont souvent inférieurs à 200 m^3/ha et l'accroissement courant dépasse rarement 1 à 2 m^3/ha/an.

Il est à noter que la croissance en hauteur est très lente dans le jeune âge (OSWALD 1963 ; OSWALD & TOMASSONE, 1966) ; il faut souvent plus de 30 ans pour atteindre une hauteur de 1,3 m et de 80 à 100 ans pour qu'une régénération naturelle ou un reboisement à la limite supérieure de la forêt puisse assurer une fonction de protection.

En Autriche, SCHIECHTL & STERN (1975, 1979, 1983, 1984) ont analysé et décrit sur le plan phytosociologique, écologique et forestier (structure, croissance et production) les principales formations forestières à pin cembro du Tyrol et dressé des cartes forestières très détaillées (1/50 000^e) qui distinguent les forêts à pin cembro et indiquent la limite supérieure "potentielle" d'extension naturelle et artificielle possible de cette essence.

Dans le cadre de l'aménagement des forêts au Tyrol, MAIR (1967) présente des données très détaillées sur la structure, la croissance et la production pour différents types de peuplements et propose des objectifs de gestion.

En Italie, DE MAS & PIUTTI (1994) présentent une typologie des structures des peuplements à base de pin cembro dans le nord-est du pays. PUISSI (1994) résume les principaux résultats concernant la structure (proportion de mélange, densité, surface terrière, âge) de peuplements mélangés à base de pin cembro obtenus depuis une vingtaine d'années dans dix sites expérimentaux répartis d'Ouest en Est du versant italien des Alpes orientales. Il constate notamment la relative jeunesse des peuplements et l'extension du pin cembro aussi bien au-dessus qu'en dessous de la limite actuelle de la forêt. MOTTA & DOTTA (1994) ont étudié la régénération naturelle dans la partie italienne des Alpes cottiennes. Là aussi le pin cembro est en pleine extension, mais les auteurs constatent des dégâts importants causés par l'accroissement des populations de cervidés.

En France, CONTINI & LAVARELO (1981, 1982) ont analysé en détail les données des 154 placettes de l'Inventaire Forestier National (IFN) comportant du pin cembro. Le

TABLEAU I.– Surfaces d'extension (S) et volumes (V) totaux et à l'hectare du Pin cembro seul en fonction du couvert relatif et total; Source : IFN d'après CONTINI & LAVARELO (1981, 1982).

Area (S) and total and per hectar volumes (V) of Stone pine in relation to relative and total cover; Data from IFN after CONTINI & LAVARELO (1981, 1982).

COUVERT RELATIF DU PIN CEMBRO	COUVERT TOTAL DU PEUPLEMENT				TOTAUX
	moins de 25 %	de 25 à 50 %	de 50 à 75 %	plus de 75 %	
Plus de 75 %	S = 367 ha V = 3835 m^3 = 10 m^3/ha	71 ha 8016 m^3 113 m^3/ha	371 ha 70739 m^3 191 m^3/ha	– – –	S = 810 ha (7 %) V = 82590 m^3 (20 %) = 102 m^3/ha
50 à 75 %	S = 275 ha V = 7883 m^3 = 29 m^3/ha	– – –	443 ha 31990 m^3 72 m^3/ha	293 ha 40295 m^3 138 m^3/ha	S = 1011 ha (8 %) V = 80168 m^3 = 79 m^3/ha
25 à 50 %	S = 430 ha V = 763 m^3 = 2 m^3/ha	185 ha 5833 m^3 32 m^3/ha	934 ha 66200 m^3 71 m^3/ha	617 ha 20262 m^3 21 m^3/ha	S = 2170 ha (17 %) V = 93058 m^3 (19 %) = 43 m^3/ha
Moins de 25 %	S = 1298 ha V = 18012 m^3 = 14 m^3/ha	928 ha 18197 m^3 20 m^3/ha	3762 ha 66404 m^3 18 m^3/ha	2470 ha 51331 m^3 21 m^3/ha	S = 8460 ha V = 153944 m^3 (37 %) = 19 m^3/ha
TOTAUX	S = 2370 ha (19 %) V = 30493 m^3 (8 %) = 13 m^3/ha	1184 ha (10 %) 32046 m^3 (8%) 27 m^3/ha	5510 ha (44 %) 235333 m^3 (57%) 43 m^3/ha	3380 ha (27%) 111888 m^3 (27%) 33 m^3/ha	**S = 12444 ha** **V = 409760 m^3** **= 33 m^3/ha**

Source : MNHN

TABLEAU II.– Données dendrométriques de 1927 à 1976 de la placette permanente de l'INRA" Bois des Ayes 1 ".
Stand characteristics from 1927 to 1976 of the permanent plot of INRA " Bois des Ayes 1 ".

Forêt communale de Villar-St-Pancrace (05). Bois des Ayes. Série de Protection. Parcelle : 20. Placette : " Bois des Ayes 1 ". Surface : 2.0 ha.
Altitude : 2120 m. Exposition : W. Pente : 40 %. Topographie : Versant.
Roche-mère : Grès houiller. Sol : Sol podzolique à mor, Ao=10 cm, profondeur : >50 cm.
Etage de végétation : Subalpin. Formation végétale : Rhodoraie à vacciniées, faciès à myrtille. Couvert total du peuplement : 50 à 75 %.

BOIS DES AYES 1				PEUPLEMENT AVANT ÉCLAIRCIE					ÉCLAIRCIE			PEUPLEMENT APRES ÉCLAIRCIE					PRODUCTION TOT. EN VOLUME	
Année	Ess.	Ho (m)	Do (cm)	Hg (m)	N	Dg (cm)	G (m^2)	V (m^3)	N	Dg (cm)	V (m^3)	Hg (m)	N	Dg (cm)	G (m^2)	V (m^3)	PTV (m^3)	ACP (m^3/an)
1927	P. c.	15,2	45,7	13,0	260	30,3	18,8	114	–	–	–	13,0	260	30,3	18,8	114	114	–
1931	P. c.	15,3	46,7	13,2	260	30,6	20,0	121	3	22,1	1	13,3	257	31,3	19,9	120	121	(1,75)
1932	P. c.	15,3	46,8	13,2	257	31,4	20,0	122	1	26,3	1	13,3	256	31,5	19,9	121	123	(2,00)
	M.			–	*35*	*30,9*	*2,2*	*17*	*0*	–	*0*	–	*35*	*30,9*	*2,2*	*17*	*17*	–
1949	P. c.	15,5	48,9	13,6	256	33,5	22,6	140	4	22,0	1	13,6	252	33,7	22,5	139	142	1,12
	M.			–	*35*	*31,3*	*2,7*	*21*	*1*	*26,7*	*0*	–	*34*	*31,4*	*2,6*	*21*	*21*	*0,24*
1954	P. c.	15,6	49,6	13,8	252	34,3	23,3	145	0	–	0	13,8	252	34,3	23,3	145	148	1,20
	M.			–	*34*	*32,2*	*2,8*	*22*	*0*	–	*0*	–	*34*	*32.2*	*2,8*	*22*	*22*	*0,20*
1960	P. c.	15,6	49,8	13,8	252	34,7	23,8	148	16	37,6	11	13,8	236	34,5	22,0	137	151	0,50
	M.			*16,6*	*34*	*32,8*	*2,9*	*23*	*4*	*35,7*	*4*	*16,2*	*30*	*31,6*	*2,4*	*19*	*23*	*0,17*
1976	P. c.	15,6	49,8	14,0	236	36,0	24,1	150	5	35,7	3	14,0	231	36,1	23,6	147	164	(0,81)
	M.			*16,9*	*30*	*33,9*	*2,7*	*22*	*1*	*42,7*	*1*	*16,8*	*29*	*33,6*	*2,6*	*20*	*25*	*(0,13)*
1976	P. c.	15,6	49,8									13,5	283	32,8	24,0	148	165	0,88
	M.											*16,1*	*36*	*30,5*	*2,6*	*20*	*25*	*0,13*

Données ramenées à l'hectare. P. c. : Pin cembro. *M.* : Mélèze. Ho : Hauteur dominante. Do : Diamètre dominant. Hg : Hauteur de l'arbre de surface terrière moyenne. N : Nombre de tiges d'une hauteur totale > 1,30 m et d'un diamètre ≥ 1,6 cm. Dg : Diamètre de l'arbre de surface terrière moyenne. G : Surface terrière. V : Volume bois fort tige commercial. PTV : Production totale en volume. ACP : Accroissement courant périodique en volume (m^3/ha/an). Les mélèzes n'ont été inventoriés pour la première fois qu'en 1932. La deuxième ligne de l'inventaire 1976 tient compte du passage à la futaie depuis 1927.

tableau I indique la répartition des surfaces d'extension et les volumes sur pied (totaux et ramenés à l'hectare) du pin cembro seul en fonction de son couvert relatif et du couvert total du peuplement. On constate que seulement 27 % des peuplements ont un couvert total supérieur à 75 % et que la proportion de peuplements purs de pin cembro est extrêmement faible (7 %). Les essences en mélange sont surtout le mélèze (86 %), l'épicéa commun (30 %) et le pin à crochets (15 %). Une nouvelle analyse des données dendrométriques et écologiques les plus récentes de l'IFN pourrait fournir des renseignements objectifs et chiffrés sur l'évolution de ces peuplements.

Cependant il n'existe que peu de données provenant de mesures et observations effectuées dans des placettes ou dispositifs expérimentaux permanents suivis pendant une période très longue. La placette permanente installée en 1927 par la recherche forestière française dans un peuplement typique de pin cembro du Briançonnais peut être citée en exemple. La structure de ce peuplement est irrégulière et assez proche d'une structure "jardinée", les âges s'étalent entre 1 an et plus de 250 ans. Le tableau II retrace l'évolution des données dendrométriques de 1927 à 1976 et la figure 1 présente l'histogramme des circonférences et la courbe des hauteurs à la date du dernier inventaire de 1976. La proportion de mélèze (d'environ 11 % en surface terrière) est restée stable. Le volume sur pied (bois fort tige commercial) est de 168 m^3/ha et l'accroissement courant pour la période 1932-1976 (44 ans) est de l'ordre de 1,14 m^3/ha/an pour le peuplement. Il est à noter qu'à diamètre (Dg) sensiblement égal, la hauteur moyenne (Hg) des mélèzes est plus élevée d'environ 3 m que celle du pin cembro. Les interventions sylvicoles se sont toujours limitées à l'exploitation d'arbres morts ou dépérissants.

Dans cette même placette, CONTINI & LAVARELO (1981, 1982) ont analysé en 1980 l'état de la régénération naturelle. Ils n'ont dénombré qu'environ 150 jeunes pins cembro (hauteur totale ≤ à 1,3 m) à l'hectare et aucun mélèze. Environ la moitié des pins cembro avait une hauteur inférieure à 15 cm et la plupart de ces semis était regroupés en bouquets de 2, 3 et parfois 4 individus. Ces quelques données confirment les difficultés de régénération et la lenteur de l'évolution de ces formations forestières.

Source : MNHN

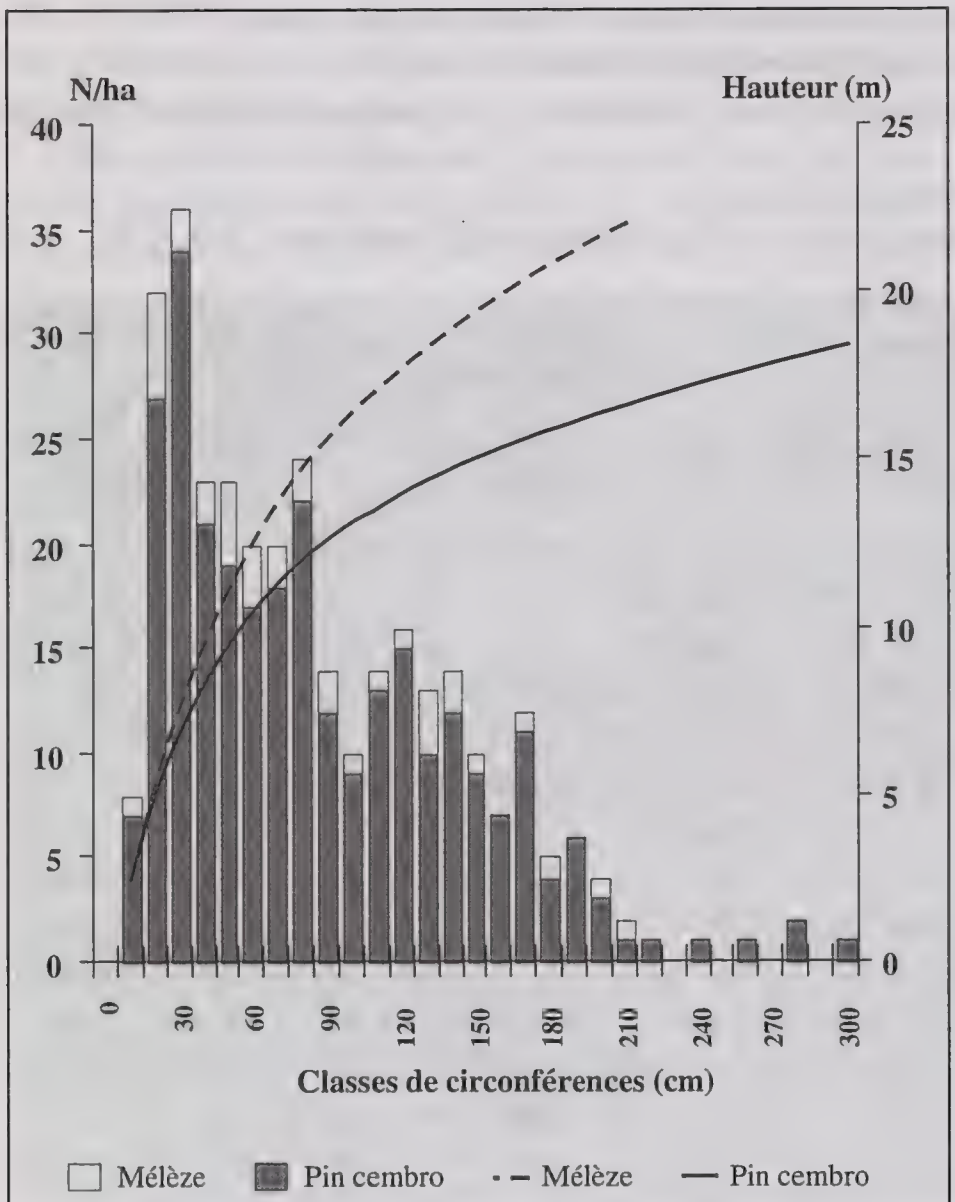


Fig. 1.– Histogramme des classes de circonférence et courbes de hauteur du pin cembro et du mélèze. Placette permanente "Bois des Ayes 1", inventaire 1976.

Frequency distribution of girth classes and height curves for Stone pin and European larch. Permanent plot "Bois des Ayes 1", inventory 1976.

AMÉNAGEMENT ET GESTION DES FORÊTS DE L'ÉTAGE SUBALPIN

Bon nombre des forêts de l'étage subalpin, qu'elles soient subnaturelles ou artificielles, ont une fonction prépondérante de prévention et/ou de protection contre des risques naturels. Elles sont alors classées par l'aménagiste en "forêt de protection", et les interventions sylvicoles se limitent souvent à des coupes sanitaires et à la récolte d'arbres surannés, sans parler des forêts qui sont classées "hors production", ou, comme en France, classées "hors cadre" ce qui correspond pratiquement à un abandon de toutes interventions sylvicoles.

C'est justement du fait de leurs fonctions multiples souvent indissociables, de la diversité des conditions écologiques souvent extrêmes, de leur forte hétérogénéité structurale, de la difficulté de leur rajeunissement et de leur croissance très lente, mais également à cause des difficultés d'accès et donc d'exploitation, que ces forêts nécessitent une attention toute particulière de l'aménagiste et du gestionnaire.

Force est de constater, que les aménagistes et gestionnaires français ne disposent actuellement que de très peu de données scientifiques de base sur l'évolution à long terme de la structure, du mélange d'essences et de la croissance des peuplements de l'étage subalpin permettant une optimisation des méthodes de conduite sylvicole. Tandis que nos voisins autrichiens et suisses, riches d'une longue expérience et d'une très bonne connaissance de la forêt et de ses conditions écologiques, disposent déjà un large éventail de méthodes d'aménagement intégré et de gestion sylvicole qu'ils appliquent avec succès notamment aux forêts de protection (MAYER & OTT, 1991).

Bien que certains résultats déjà acquis chez nos voisins alpins puissent aussi être appliqués en France sans trop de risques (ARBEZ *et al.*, 1971), il n'en reste pas moins qu'un gros effort de recherches est encore à accomplir dans ce domaine en France.

Dans le cadre de l'aménagement par l'Office National des Forêts d'une partie des forêts de la réserve naturelle de Tueda (Les Allues, Savoie) où l'on trouve de très belles cembraies pures ou en mélange avec l'épicéa commun, WLERICK (1994) a élaboré une typologie des ces peuplements. Sur un plan plus général, les travaux récents du Cemagref portant sur l'élaboration d'une typologie des forêts subnaturelles de l'arc alpin français constituent un premier pas intéressant (GRESLIER *et al.*, 1995).

L'aménagiste et le gestionnaire, indépendamment de toutes considérations d'ordre financier, se trouvent généralement confrontés à quatre problèmes majeurs :

- La diversité de la structure des peuplements et la lenteur de leur évolution ;
- La difficulté générale du rajeunissement ;
- La diversité des conditions écologiques et l'adversité des conditions bioclimatiques ;
- La confrontation entre les objectifs spécifiques (prioritaire et secondaire) et les contraintes sylvicoles d'une gestion pluri-usage.

Bon nombre de peuplements des forêts de montagne présentent des structures irrégulières ou s'approchent d'une structure "jardinée". Cependant, l'aménagement en "futaie jardinée pied à pied", préconisé par certains auteurs, ne doit pas être considéré comme une panacée et ne peut s'appliquer avec succès qu'à de rares peuplements où la régénération naturelle des essences principales ne pose pas de difficultés majeures. On sera donc très souvent amené à opter pour un aménagement en "futaie jardinée par bouquets (0,2 à 1,0 ha)" ou en "futaie irrégulière par bouquets (0,2 à 1,0 ha) ou par parquets (1 à 3 ha)" (Office National des Forêts, 1989 ; DEBOURDIEU, 1991). Par ailleurs, l'évolution "naturelle" des peuplements à base de pin cembro, "essence climacique", tend vers une régularisation et une monospécifité.

Le rajeunissement des peuplements doit être considéré comme la tâche principale du gestionnaire-sylviculteur,

Source : MNHN

nécessitant une gestion intensive et souvent coûteuse. La régénération naturelle étant généralement insuffisante, elle devrait souvent être complétée par une plantation ou éventuellement un semis direct. Ceci permet aussi un dosage du mélange d'essences, par exemple : maintien du mélèze dans les peuplements à pin cembro dominant. Afin de réduire le coût de tels travaux et d'obtenir un succès visible à moyen terme, on peut limiter, dans un premier temps, les plantations à des micro-stations favorables, telles que crêtes et croupes du micro-relief, en évitant les couloirs et dépressions où la neige s'accumule.

Dans le cadre d'un objectif de prévention ou de protection contre les avalanches, des reboisements dans la zone de départ, dans le cas où celle-ci se trouve en dessous de la limite potentielle de la forêt, ont été effectués dans tous les pays de l'arc alpin. Ces reboisements doivent être considérés comme des actions à très long terme et il s'est souvent avéré indispensable de protéger ces jeunes plantations par des ouvrages de génie civil contre les mouvements du manteau neigeux (reptation et glissements, voire avalanches) pendant une assez longue période (au moins 50 à 60 ans, mais souvent davantage).

En ce qui concerne la conduite sylvicole proprement dite, tous les auteurs s'accordent à dire que des coupes d'éclaircie sont indispensables à tous les stades et qu'elles ne devraient pas se limiter à la récolte d'arbres surannés ou dépérissants. Compte tenu de la diversité des situations et des objectifs, les interventions sylvicoles devraient être décidées localement et cas par cas tout en respectant les règles sylvicoles élémentaires et les contraintes imposées par les objectifs et en s'appuyant aussi très largement sur l'expérience acquise.

Depuis une dizaine d'années, les recherches sur la modélisation de la croissance des arbres et des peuplements ont fait des progrès notables. Les modèles ont tout d'abord concerné les peuplements équiennes et, associés à des logiciels performants et conviviaux, ils constituent une véritable aide à la décision pour le gestionnaire (DREYFUS & BONNET, 1995). Les travaux récents sur la modélisation de la croissance de peuplements irréguliers d'épicéa commun en montagne (COURBAUD, 1995) ouvrent des perspectives très intéressantes pour une gestion multifonctionnelle des forêts de montagne.

CONCLUSIONS

Comme l'agriculture de montagne, les forêts de montagne ne peuvent plus aujourd'hui assurer des revenus par la seule production de bois, même de bonne qualité, si bien que l'on assiste de plus en plus souvent, et sous les prétextes les plus divers, à l'adoption d'une gestion de plus en plus extensive, voire à l'abandon pur et simple de toute gestion de ces espaces.

Or, la sauvegarde de ces forêts, le maintien de leur rôle de protection et leur gestion durable devraient passer obligatoirement par une meilleure connaissance du fonctionnement de ces écosystèmes et de tous les éléments qui les composent pour aboutir à des aménagements intégrés de l'espace montagnard et à une gestion pluri-usages respectueuse du patrimoine et de l'environnement. Il faudrait cependant y associer tous les acteurs, aussi bien aux bénéfices de tous ordres qu'aux coûts de la gestion.

BIBLIOGRAPHIE

ARBEZ, M., BONNEAU, M., OSWALD, H., PONCET, A., 1971.– Les problèmes de reboisement dans l'étage subalpin à la lumière de l'expérience acquise en Autriche et en Suisse. *Rev. For. Fr.,* XXIII, 6: 1-19.

AULITZKY, H. & TURNER, H., 1982.– Bioklimatische Grundlagen einer standortsgemässen Bewirtschaftung des subalpinen Lärchen-Arvenwaldes. *Schweiz. Eidg. Anst. f. d. forstl. Versuchsw., Mitt.* 58, 4 : 327-580.

BARTOLI, Ch., 1966.– Etude écologique sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. *Ann. Sci. For.,* XXIII, 3 : 429-571.

BONO, G. & BARBERO, M., 1971.– A propos des cembraies des Alpes cottiennes, italiennes, maritimes et ligures. *Allionia,* 17 : 97-120.

BRAUN-BLANQUET, J., 1961.– *Die inneralpine Trockenvegetation, von der Provence bis zur Steiermark.* Fischer, Stuttgart : 273 p.

CADEL, G. & GILOT, J.-Cl., 1963.– Feuille de Briançon (XXXV-36). *Doc. pour la Carte de la Vég. des Alpes,* I : 91-140.

CONTINI, L. & LAVARELO, Y., 1981.– Le Pin cembro (Pinus cembra L.) : répartition, écologie et croissance. *Mémoire 3e année ENITEF, INRA,* Nancy : 254 p.

CONTINI, L. & LAVARELO, Y., 1982.– *Le Pin cembro (Pinus cembra L.) : répartition, écologie, sylviculture et production.* INRA, Paris : 197 p.

CROCQ, C., 1978.– *Ecologie du casse-noix dans les Alpes françaises du Sud (Nucifraga caryocatactes L.).* Thèse de 3e cycle, Université Aix-Marseille : 120 p.

COURBAUD, B., 1995.– Modélisation de la croissance en forêt irrégulière. Perspectives pour les pessières irrégulières de montagne. *Rev. For. Fr.,* XLVII, n° spécial 1995 : 173-182.

DE MAS, G. & PIUTTI, E., 1994.– Structure of Swiss Stone Pine stands in northern Italy. In : Proceedings - International Workshop on subalpine Stone Pines and their environment : the status of our knowledge. *USDA-FS Intermountain Research Station, General Technical Report INT-GR-309* : 226-239.

DREYFUS, Ph. & BONNET, F.-R., 1995.– CAPSIS : Logiciel de simulation de conduites sylvicoles. *Rev. For. Fr.,* XLVII, n° spécial 1995 : 111-115.

DUBOURDIEU, J., 1991.– Sylviculture en montagne. In : LANIER, L., *Précis de Sylviculture, (2e éd.),* ENGREF, Nancy : 349-361.

DONAUBAUER, E., 1980.– Über Pilzkrankheiten in Hochlagenaufforstungen. *Mitt. d. forstl. Bundes-Versuchsanst.,* Wien, 129 : 51-62.

ELLENBERG, H., 1978.– *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen (2e éd.).* Ulmer, Stuttgart : 943 p.

FOURCHY, P., 1968.– Note sur le pin cembro (*Pinus cembra* L.) dans les Alpes françaises. *Rev. For. Fr.,* XX, 2 : 77-94.

GRESLIER, N., RENAUD, J.-P., CHAUVIN, Ch., 1995.– Les forêts subnaturelles de l'arc alpin français : Réflexions méthodolo-

Source : MNHN

giques pour un recensement et une typologie des principales forêts alpines peu transformées par l'homme. *Rev. For. Fr.* XLVII, 3 : 241-254.

HÄSLER, R., 1994.– Ecophysiological investigations on Cembran Pine at timberline in the Alps, an overview. In : Proceedings - International Workshop on subalpine Stone Pines and their environment : the status of our knowledge. *USDA-FS Intermountain Research Station, General Technical Report INT-GR-309* : 61-66.

MAIR, N., 1967. Zuwachs und Ertragsleistung subalpiner Wälder. *Mitt. d. forstl. Bundes-Versuchsanst.,* Wien, 75 : 383-426.

MAYER, H., 1984.– *Die Wälder Europas.* Fischer, Stuttgart : 691 p.

MAYER, H., & OTT, E., 1991.– *Gebirgswaldbau - Schutzwaldpflege, (2e éd.).* Fischer, Stuttgart : 587 p.

NEUWINGER, I. & CZELL, A., 1959.– Böden in den Tiroler Zentralalpen. *Forstwiss. Centralbl.* 78, 11/12 : 327-372.

NEUWINGER, I., 1967.– Zum Nährstoffhaushalt in Vegetationseinheiten der subalpinen Entwaldungszone. *Mitt. d. forstl. Bundes-Versuchsanst.,* Wien, 129 : 269-303.

PIUSSI, P.,1994.– Mixed Cembran Pine stands on the southern slope of the Eastern Alps. In : Proceedings - International Workshop on subalpine Stone Pines and their environment : the status of our knowledge. *USDA-FS Intermountain Research Station, General Technical Report INT-GR-309* : 261-268.

OFFICE NATIONAL DES FORETS, 1989.– *Manuel d'Aménagement, 3e éd.,* Paris, 151 p.

OSWALD, H., 1963.– Verteilung und Zuwachs der Zirbe (*Pinus cembra* L.) der subalpinen Stufe an einem zentralalpinen Standort. *Mitt. d. forstl. Bundes-Versuchsanst.,* Wien, 60 : 437-499.

OSWALD, H. & TOMASSONE, R., 1966.– Eine Anwendung des Trennverfahrens zur Unterscheidung von zwei Zirbenstandorten (*Pinus cembra* L.). *Centralbl. f. d. ges. Forstw.* 83 : 193-215.

OZENDA, P., 1966.– Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du Sud. *Documents pour la carte de la végétation des Alpes.* IV : 198 p.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard.* Masson, Paris : 331 p.

PALLMANN H., & HAFFTER, P., 1933.– Pflanzensoziologie und bodenkundliche Untersuchungen im Oberengadin mit besonderer Berücksichtigung der Zwergstrauchgesellschaften der Ordnung Rhodoreta-Vaccinetalia. *Ber. d. Schweiz. Bot. Ges.,* 42 : 357-466.

SAILLET, B., 1991.– Montagnes, Forêts et Risques Naturels. *Office National des Forêts, Bulletin Technique*, n° 21, 31-38.

SCHIECHTL, H. M., 1967.– Die Physiognomie der potentiellen natürlichen Waldgrenze und Folgerungen für die Praxis der Aufforstung in der subalpinen Stufe. *Mitt. d. forstl. Bundes-Versuchsanst.,* Wien, 75 : 5-55.

SCHIECHTL, H. M., & STERN, R., 1975.– Die Zirbe (*Pinus cembra* L.) in den Ostalpen (I. Teil). *Angewandte Pflanzensoziologie*, 22 : 1-84.

SCHIECHTL, H. M., & STERN, R., 1979.– Die Zirbe (*Pinus cembra* L.) in den Ostalpen (II. Teil). *Angewandte Pflanzensoziologie,* 24 : 1-79.

SCHIECHTL, H. M., & STERN, R., 1981.– Die Karte der aktuellen Vegetation von Tirol 1 / 100.000. *In*: Alpine Vegetationskartographie. *Angewandte Pflanzensoziologie,* 26 : 205-210.

SCHIECHTL, H. M., & STERN, R., 1983.– Die Zirbe (*Pinus cembra* L.) in den Ostalpen (III Teil). *Angewandte Pflanzensoziologie,* 27 : 1-110.

SCHIECHTL, H. M., & STERN, R., 1984.– Die Zirbe (*Pinus cembra* L.) in den Ostalpen (IV Teil). *Angewandte Pflanzensoziologie,* 28 : 1-99.

SOUCHIER, B., 1971.– *Evolution des sols sur roches cristallines (Vosges).* Thèse Doc. Etat, Université Nancy I : 174 p.

WLERICK, L., 1994.– The Cembran Pine in the French Alps : Stand dynamics of a Cembran Pine forest in Tueda (Savoy, France). In : Proceedings - International Workshop on subalpine Stone Pines and their environment : the status of our knowledge. *USDA-FS Intermountain Research Station, General Technical Report INT-GR-309* : 280-288.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 247-251

FONDATION, STABILITÉ, COHABITATION ET SUBSTITUTION EN MILIEU SUBALPIN*

Jean ANDRÉ

Dynamique des Écosystèmes d'Altitude, CISM Université de Savoie.
F-73376, Le Bourget-du-Lac Cedex (Jean.Andre@univ-savoie.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

FONDATION, STABILITY, COHABITATION AND SUBSTITUTION AT SUBALPINE LEVEL.
The area of structurant plant should be broader than their specific induced system. Two structurant plants should cohabit and their aera fondation overlap. Two casis should exist : the cohabitation (space alternation) and the substitution (time alternation). An hypothesis.

KEY WORDS: Antagonism between systems - Bilberry - Cohabitation - Ecomons - Humus - Intrasylvatic heath - Patch dynamics - Mycorrhizas - Regeneration - Structurant plant - Subalpin spruce forest - Vegetation dynamics - Vegetation level.

RÉSUMÉ
(travail original)

L'aire de répartition d'une plante structurante serait plus étendue que celle du système spécifique induit. Deux plantes structurantes peuvent cohabiter et leurs aires de fondation se recouper. Il peut alors exister deux possibilités: la cohabitation (alternance dans l'espace) et la substitution (alternance dans le temps). Une hypothèse.

MOTS CLÉS : Antagonisme entre systèmes - Myrtille - Cohabitation - Écomones - Humus - Lande intrasylvatique - Dynamique de la végétation - Mycorhize - Régénération - Plante structurante - Pessière subalpine - Étages de végétation - Mosaïque.

INTRODUCTION

Nos recherches sur la difficulté de régénération des pessières subalpines à myrtille nous ont suggéré une compétition non pas entre les espèces mais entre les systèmes induits par ces espèces, en l'occurrence la pessière stricto sensu et la lande intrasylvatique (PONGE *et al.*, 1994 ; ANDRÉ, 1994). La réflexion qui suit essaie de développer cette idée en considérant les systèmes depuis leur fondation par les plantes structurantes jusqu'à leur confrontation et ses conséquences dans l'espace (cohabitation) ou le temps (substitution).

PLANTES FONDATRICES ET COMPAGNES

GRIME (1987) propose une distinction hiérarchique entre deux types de plantes : les dominantes et les subordonnées. Au sens de WATT (1947), les premières structurent un système spécifique caractérisé notamment par l'humus engendré. Les deuxièmes restent compagnes. Les plantes structurantes, de type S (GRIME, 1979) ou de stratégie "K", sont nécessairement mycorhizées (ALLEN, 1991 ; READ, 1991). Les subordonnées poussant sur un humus particulier, sont à différencier de celles qui l'ont engendré (mais qui se sont installées dans un substrat humique établi avant leur

* Manuscrit reçu le 25 août 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 14 juillet 1997.

Source : MNHN

activité spécifique). La plante structurante peut exister sous plusieurs statuts (pionnier, compagne, et fondatrice) au cours d'une succession : ainsi, l'épicéa peut être pionnier sur sol nu, se mêler à la strate herbacée puis structurer une forêt.

FONDATION ET STABILITÉ

RÔLES DES MYCORHIZES, DES ÉCONOMES ET DE L'HUMUS

L'ensemble agissant sur les parties, l'insertion nouvelle dans le réseau complexe d'interactions de l'écosystème est difficile. Si "chaque élément ne peut exister qu'inscrit dans le système" (FRONTIER, 1977), la mise en place de la mycorhization (interface biologique), devient alors un passage obligé (BROWNLEE *et al.*, 1983 ; ALLEN, 1991 ; PERRY *et al.*, 1989). Sa réalisation est l'étape clé de la réussite de l'installation[1].

Suite à une "ouverture", l'installation d'une plante structurante (création d'une niche)[2] peut avoir lieu (PICKETT *et al.*, 1987 ; SLATYER, 1977). L'évolution des rapports entre celle-ci et le milieu peut entraîner la fondation d'un système. L'impact d'une plante se fait de plusieurs façons qui entraînent la formation d'un humus spécifique (LÅG, 1959 ; EMMER, 1995 ; BERNIER *et al.*, 1993). Il peut aussi se faire par l'intermédiaire de composés organiques issus de la plante. Ils agissent sur les composés humiques, la gestion de l'azote (BALDWIN *et al.*, 1983 ; NORTHUP *et al.*, 1995) ou sur les populations édaphiques aux activités spécifiques (TOUTAIN, 1981 ; WAUTHY, 1982). Certaines conditions peuvent empêcher ou retarder la fondation (réactions différentes des sols à l'effet litière) et la monopolisation de l'espace peut ne pas se produire (DOMMERGUES & MANGENOT, 1970 ; PORNON & DOCHE, 1994 ; ESCARAVAGE *et al.*, 1996).

Au sens de ROBINSON (1971), la stabilité d'un système est sa résistance à l'invasion ou à l'expression d'une autre plante structurante ; cf. le modèle d'inhibition (SLATYER, 1977). Une voie de résistance peut être le fait de composés organiques actifs qui s'opposent à l'installation d'une autre plante structurante ou à sa mycorhization nécessaire (ANDRÉ, 1994)[3]. Au moins durant les

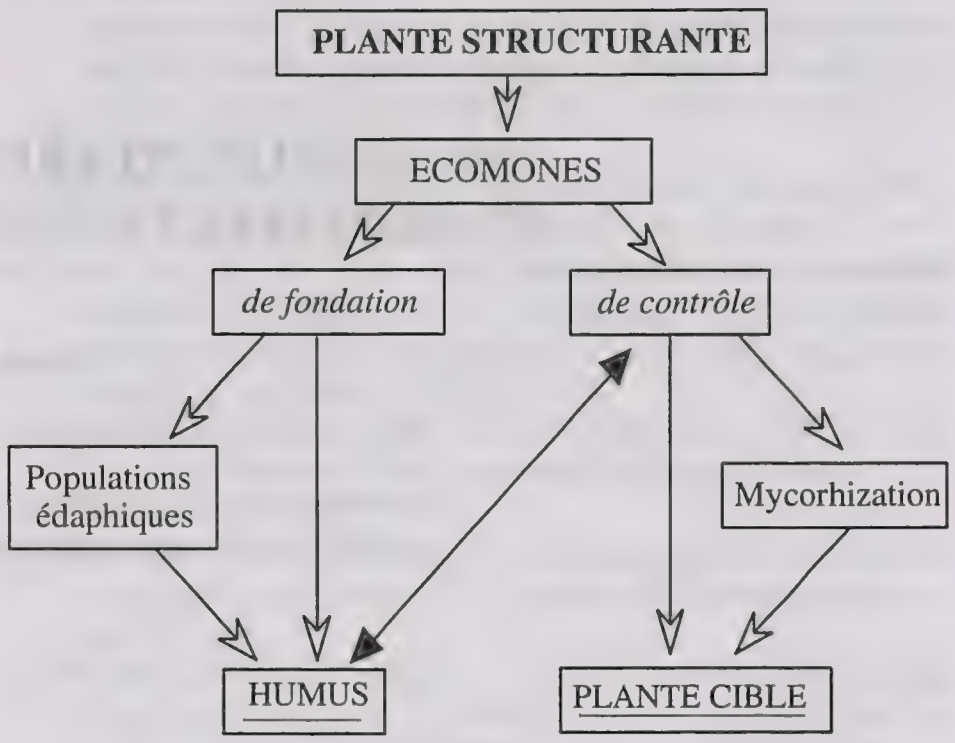


FIG. 1.– Les écomones, agents de fondation et de stabilité des systèmes. L'humus élaboré influe sur leur expression.
The ecomon, factors of systems foundation and stability. The builded humus act on their expression.

phases de croissance d'un système, le contrôle est tel qu'une plante structurante exogène ne peut s'y installer ou s'y exprimer.

Les écomones de fondations contribuent directement (action sur les composés humiques) ou non (action sur les populations du sol) à la forme d'humus. Les écomones de contrôle, s'opposent à l'installation d'autres plantes ou à la fondation de leur système directement, par action sur ses symbiotes, ou indirectement (forme de nutrition complexe et sélective) (FIG. 1).

L'humus apparaît donc à la fois comme spécifique d'un système et comme lieu d'expression des molécules organiques actives. Si le sol est à considérer comme "the chief organizing center for ecosystem function" (COLEMAN *et al.*, 1992), "the dynamics of phenolics compounds are central to forest ecosystem functioning" (SUGAI & SCHIMEL, 1993), notamment par le contrôle exercé sur la dynamique de l'azote (NORTHUP *et al.*, 1995).

---

[1] Cela implique que les symbiotes fongiques aient une répartition semblable : qu'ils soient là antérieurement ou, dans le cas d'une expansion progressive, à la frange de la colonisation (écotone mobile).

[2] Il s'agit d'un "saut hiérarchique" : passage de l'état d'individu à celui de membre d'un système. Il faut faire une distinction entre microsite (ensemble de conditions physico-chimiques et biologiques) et niche (unité élémentaire du fonctionnement d'un écosystème) qui est le résultat de la connexion d'un individu avec les flux d'énergie et de matière en place. Cette niche évolue au cours du temps, sous l'effet de la plante. (ALLEN, 1991 ; FRONTIER & PICHOD-VIALE, 1990 ; ODUM, 1976 ; LEIBOLD, 1995).

[3] La réflexion sur le rôle des molécules phénoliques dans la régénération des pessières subalpines (ANDRÉ, 1994) suggère d'aller au-delà du mot "allélopathie" ou "signal" (DOBREMEZ *et al.*, 1995 ; RICE, 1984) et d'intégrer l'activité de ces molécules au niveau des écosystèmes en termes de fondation et de contrôle. Le mot "allélopathie" est relatif (à la plante qui "souffre"), subjectif (à la plante intéressant l'homme) et restrictif (aux individus ou populations), mais l'activité de ces molécules intéresse aussi l'écosystème. Il existe ce terme d'écomone (ODUM, 1976 ou FRONTIER & PICHOD-VIALE, 1990), avec l'idée hiérarchique : hormone (individu), phéromone (population), écomone (écosystème). Ces composés sont souvent de nature phénolique (GALLET, 1992).

Source : MNHN

RÉPARTITION DES ESPÈCES ET DES SYSTÈMES

COHABITATION OU SUBSTITUTION

Dans cette réflexion, il faut distinguer la succession, le développement d'un système climacique et la substitution.

La succession "s'arrête" au "climax", système butoir, capable de se régénérer suite à une perturbation comme les chablis ou le feu (MAYER, 1976; ATTIWILL, 1994), ou sans perturbation suite au vieillissement et retour à un humus convenable pour une réinstallation de la même plante structurante (BERNIER, 1995). Le remplacement des espèces "imputable au fait que les populations tendent à modifier leur environnement" (SLATYER, 1977) sous entend que le système climacique modifie le milieu en gardant la possibilité de se régénérer.

Le développement du système climacique (Odum, 1969) concerne différents paramètres biotiques ou abiotiques situés entre autres dans le compartiment édaphiques (CROMACK, 1981); notamment la mycorhization (DIGHTON & MASON, 1985).

La substitution, remplacement d'un système par un autre, sous entend qu'une autre plante structurante puisse fonder son système au détriment du premier, suite à une perturbation ou un affaiblissement de la résistance du premier système (PICKETT *et al.,* 1987; SLATYER, 1977).

Si l'écophysiologie étudie les conditions d'existence de la plante, peu de travaux concernent les conditions de fondation des systèmes.

Lorsque les aires de répartitions de deux plantes structurantes se recoupent, l'une d'entre elles peut rester subordonnée (elle existe sans fonder son propre système). Mais on peut émettre l'hypothèse du recoupement des aires de fondation de deux systèmes différents : on peut alors parler, le cas échéant, d'antagonisme entre systèmes aux conséquences dynamiques complexes (ANDRÉ, 1994; PONGE *et al.,* 1994; PONGE *et al.,* sous presse), dont la substitution et la cohabitation.

L'expression d'une plante structurante correspond, à terme, à la mise en place d'un système "stable". Si plusieurs plantes structurantes peuvent cohabiter et réaliser leur fondation spécifique, la notion de pluralité d'écosystèmes climaciques sur un même espace est mise en avant (WHITTAKER, 1953). Deux cas peuvent alors se produire : une cohabitation avec création d'une mosaïque (partage de l'espace) (OLDEMAN, 1990; MAYER, 1976; WHITTAKER & LEVIN, 1977); ou une substitution avec remplacement dans le temps d'un système par un autre : pour un même site, un changement de système "climacique" serait alors possible. On peut imaginer que suite à une perturbation, cette substitution dans le temps puisse se réaliser à nouveau et à l'avantage de l'autre espèce structurante, entraînant ainsi un "cycle de substitution". On rejoint là certaines idées sur l'évolution cyclique d'une unité spatiale (REMMERT, 1991).

Par exemple en ce qui concerne l'épicéa et la myrtille : à 1 000 m la lande a de la difficulté à s'établir bien que la myrtille soit présente (alors compagne) en forêt; à 2000 m. et plus, c'est l'inverse; entre 1 500 et 1 900 m. il y a coexistence et confrontation des deux systèmes forêt et lande. Au montagnard supérieur il existe un partage de l'espace entre des plages de myrtillaie sans régénération et des collectifs d'arbres, alors qu'au subalpin inférieur, c'est une véritable lande boisée qui s'est mise en place (ANDRÉ *et al.,* 1990; PONGE *et al.,* 1994). (FIG. 2, d'après ANDRÉ, 1994). La gestion peut être un facteur favorisant l'une ou l'autre des possibilités. Il résultera de la cohabitation une mosaïque d'éco-unités représentant l'imbrication des phases de développement des deux systèmes ou, en cas de destructuration des éco-unités - dépressage - une lande boisée d'arbres adultes, installés avant l'expansion de la lande intrasyslvatique, avec absence de régénération.

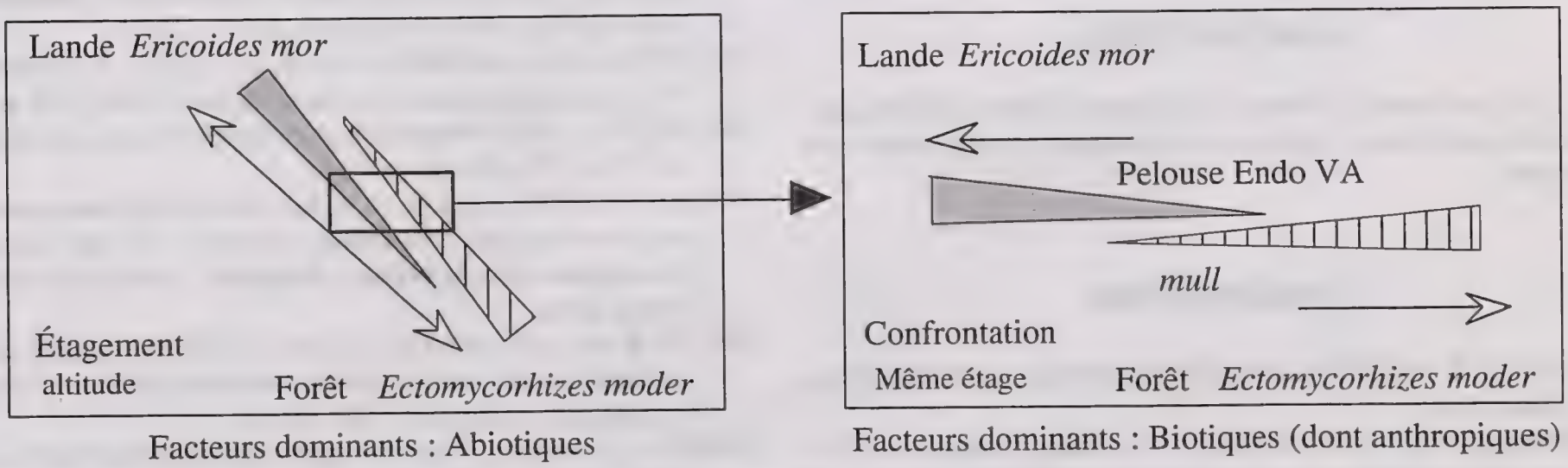


FIG. 2.– Répartition altitudinale des lande et forêt et leur recouvrement aux altitudes moyennes. Ici, après leur installation en pelouse à mull, il peut se produire soit une substitution (alternance dans le temps) soit une cohabitation (alternance dans l'espace).
Altitudinal repartition of heath and forest and their overlap at the medium levels. Here either a substitution (time alternation) or a mosaic (space alternation) can exist after their establishment in mull grassland .

Source : MNHN

REMARQUES ET CONCLUSION

La considération de la dynamique par "patch" est à l'ordre du jour (Van der Maarel, 1996) et l'approche synusiale intégrée (Gillet & Gallandat, 1996) permet de mieux appréhender la texture de la végétation et de mieux différencier des unités éventuellement liées génétiquement.

S'agit-il de l'étagement ou de son évolution liée à celle des conditions climatiques générales, la réflexion sera différente si on considère uniquement l'écophysiologie de la plante (OZENDA & BOREL, 1991 ; TRANQUILINI, 1979) ou si l'on considère la réaction des systèmes et leur fonctionnement (BERNIER, 1995 ; 1997).

En ce qui concerne le partage de l'espace ou du temps, il ne faut pas considérer uniquement l'écophysiologie de l'individu fondateur - qui conditionne sa présence, mais aussi celle du système correspondant (équilibre entre compartiment épigé - axe autotrophe et hypogé - axe hétérotrophe), ainsi que sa dynamique (expression de toutes les phases) (BERNIER, 1995 ; ANDRÉ, 1997).

Enfin, pour toute cette réflexion, il est important de tenir compte de la mycorhization, qu'il s'agisse de problèmes d'installation ou de dynamisme (ALLEN, 1991), de nutrition (READ, 1991) ou de capacité de photosynthèse des systèmes (WOODWARD & SMITH, 1994).

L'antagonisme entre systèmes coexistants se traduit par un partage de l'espace (mosaïque) ou par une substitution. Ces phénomènes, liés à la résistance d'un système à l'installation d'une autre espèce structurante ("stabilité"), mettent en jeu des mécanismes biologiques complexes impliquant les couples plantes-symbiotes, les humus induits et les écomones (ANDRÉ, 1994 ; HANDLEY, 1963 ; PONGE *et al.*, 1994 ; PONGE *et al.*, sous presse ; ROBINSON, 1971). Des perturbations contrôlées (gestion) ou non (feu, chablis, attaques parasitaires...) favorisent, en fonction de l'altitude et de leurs caractéristiques, l'une ou l'autre des possibilités.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie le Ministère de l'Environnement (EGPN) qui a bien voulu participer au financement des travaux correspondant à cette approche.

BIBLIOGRAPHIE

ALLEN, M. F., 1991.– *The ecology of mycorrhizae.* Cambridge Univ. Press, 184 p.

ANDRÉ, J., 1997.– La protection des systèmes forestiers de leurs espèces structurantes aux processus hétérotrophes. *Écologie,* 28 (1) : 87-89.

ANDRÉ, J., 1994.– La régénération de la pessière à myrtille : allélopathie, humus et mycorhization. *Acta bot. Gallica,* 141 (4) : 551-558.

ANDRÉ, J., GENSAC, P. & GAUTIER, M., 1990.– La régénération dans la pessière à myrtille. Description préliminaire de deux stations dans les Alpes septentrionales internes. *Bull. Ecol.,* 21 (1) : 51 - 61.

ATTIWILL, P.M., 1994.– The disturbance of forest ecosystems : the ecological basis for conservative management. *Forest Ecol. and Management,* 63 : 247-300.

BALDWIN, I.T., OLSON, R.K. & REINERS, W. A., 1983.– Protein binding phenolics compounds and the inhibition of nitrification in subalpine balsam fir soils. *Soil Biol. and Biochem.,* 15 : 419-423.

BERNIER, N., 1995.– *Fonctionnement des humus et dynamique des forêts d'altitude.* Thèse Université de Savoie. 208 p.

BERNIER, N., 1997.– Fonctionnement biologique des humus et dynamique des pessières subalpines ; le cas de la forêt de Macot - la - Plagne (Savoie). *Ecologie,* 28 (1) : 23-44.

BERNIER, N., PONGE, J.-F. & ANDRE, J., 1993.– Comparative micromorphology of soil organic layers in two bilberry-spruce forest stands (Vaccinio-piceetea) in relation to forest dynamics. *Geoderma,* 59 : 89-108.

BROWNLEE, C., DUDDRIGE, J., MALIBARI, A. & READ, D.J., 1983.– The structure and function of mycelial systems of ectomycorrhizal roots with special reference to their role in forming interplant connections and providing pathways for assimilate and water transport. *Plant and Soil,* 71 : 433-443.

COLEMAN, D.C., ODUM, E.P. & CROSSLEY, D.A. J.R., 1992.– Soil Biology, soil ecology and global change. *Biol. Fertil soils,* 14 : 104-111.

CROMACK, K., Jr., 1981.– Below-ground processes in Forest succession. *In* : WEST, D., SHUGART, H. & BOTKIN, D. (eds), *Forest succession,* Springer verlag, Berlin : 361-373.

DIGHTON, J. & MASON, P.A., 1985.– Mycorrhizal dynamics during forest tree development. *In* : MOORE, D., CASSELTON, L.A., WOOD, D.A. & FRANKLAND, J.C. (eds), *Developmental biology of highter fungi.* Cambridge Univ. Press : 117-139.

DOBREMEZ, J-F., GALLET, C. & PELLISSIER, F., 1995.– Guerre chimique chez les végétaux. *La Recherche,* 279 (26) : 912-916.

DOMMERGUES, Y. & MANGENOT, F., 1970.– *Écologie microbienne du sol.* Masson, Paris : 796 p.

EMMER, I.M., 1995.– Humus form characteristics in relation to undergrowth vegetation in a Pinus sylvestris forest. *Acta Œcologica,* 15 (6) : 677-687.

ESCARAVAGE, N., PORNON, A. & DOCHE, B., 1996.– Évolution des potentialités dynamiques des landes à Rhododendron ferrugineum L., avec les conditions de milieu (étage subalpin des Alpes du Nord- France). *Écologie,* 27 (1) : 35-50.

FRONTIER, S. & PICHOD-VIALE, D., 1990.– *Écosystèmes. Structure-fonctionnement-évolution.* Masson, Paris : 392 p.

FRONTIER, S., 1977.– Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.,* 8 : 445-464.

GALLET, C., 1992.– *Apports de la biochimie à la connaissance du fonctionnement des écosystèmes forestiers : rôle des composés phénoliques dans la pessière à myrtille.* Thèse Université de Lyon I, 268 p.

GILLET, F. & GALLANDAT, J-D., 1996.– Integrated synusial phytosociology : some notes on a new, multiscalar approach to vegetation analysis. *J. Veg. Sc.,* 7 (1) : 13-18.

GRIME, J.P., 1979.– *Plant strategies and vegetation processes.* J. Wiley and Sons. New York : 222 p.

GRIME, J.P., 1987.– Dominant and subordonate components of plant communities : implications for succession, stability and diversity. *In* : GRAY, A.J., CRAWLEY, M.J. & EDWARDS, P.J. (eds). *Colonisation, succession and stability,* Blackwell Scientific Publications., : 413-428.

Source : MNHN

HANDLEY, W.R.C., 1963.– *Mycorrhizal associations and calluna heathland afforestration.* Bull. For. Comm. 36., her Majesty's stationary office, London, 70 p.

LEIBOLD, M.A., 1995.– The niche concept revisited : mecanisms models and community context. *Ecology,* 76 (5) : 1371-1382.

LÅG, J., 1959.– Influence of forest stand and ground vegetation on soil formation. *Agrochimica,* 4 : 72-77.

MAYER, H., 1976.– *Gebirgswaldbau. Schutzwaldpflege.* G. Fischer Verlag. Stuttgart : 435 p.

NORTHUP, R.R., YU Z., DAHLGREN, R.A. & VOGT, K.A., 1995.– Polyphenol control nitrogen release from pine litter. *Nature,* 377 : 227-229.

ODUM, E.P., 1969.– The strategy of ecosystem development. *Science,* 164 : 262-270.

ODUM, E.P., 1976.– *Écologie.* Editions HRW Doin ed. Paris : 254 p.

OLDEMAN, R.A.A., 1990.– *Forests : Elements of Silvology.* Springer Verlag, Berlin : 624 p.

OZENDA, P. & BOREL, J.-L., 1991.– *Les conséquences écologiques possibles des changements climatiques dans l'Arc alpin.* Rapport Futualp n° 1 : 50 p.

PERRY, D.A., AMARANTHUS, M.P., BORCHERS, J.G., BORCHERS, S. L. & BRAINERD, R.E., 1989.– Bootstrapping in Ecosystems. *BioScience,* 39 (4) : 230-237.

PICKETT, S.T.A, COLLINS, S.L. & ARMESTO, J.J., 1987.– A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio,* 69 : 109-114.

PONGE, J.-F., ANDRÉ, J., ZACKRISSON, O., BERNIER, N., NILSSON, M-C. & GALLET, C., (sous presse).– The regeneration puzzle. Biological mecanisms in humus and ecosystem dynamics.

PONGE, J.-F, ANDRÉ, J., BERNIER, N. & GALLET, C., 1994.– La régénération naturelle : connaissances actuelles. Le cas de l'épicéa en forêt de Mâcot (Savoie). *R.F.F.,* 45, (1) : 25 - 45.

PORNON, A. & DOCHE, B., 1994.– Dynamics and functioning of Rhododendron ferrugineum subalpine heathlands (Northern Alps, France). In : BENISTON (ed.) *Mountain environments in changing climates,* London : 244-258.

READ, D.J., 1991.– Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia,* 47, (5) : 376-391.

REMMERT, H., 1991.– *The Mosaic Cycle Concept in ecosystems.* Ecological Studies 85, Springer-Verlag Berlin : 205 p.

RICE, E. L., 1984.– *Allelopathy.* Acad. Press. London : 422 p.

ROBINSON, R.K., 1971.– Importance of soil toxicity in relation to the stability of plant comunities. *In* : DUFFAY & WATT (eds), *The Scientific Management of Animal and Plant Communities.* Blackwell Scientific Publications, London : 105-113.

SLATYER, O., 1977.– *Les changements dynamiques dans les écosystèmes terrestres : modalités, techniques d'étude et applications à l'aménagement.* MAB Note tech. n° 4. Unesco Paris. 36 p.

SUGAI, S.F. & SCHIMEL, J.P., 1993.– Decomposition and biomass incorporation of 14C-labelled glucose and phenolics in taiga forest floor : effect of substrate quality, succesional state, and season. *Soil Biol. Biochem.*, 25 (10) : 1379-1389.

TOUTAIN, F., 1981.– Les humus forestiers. Structures et mode de fonctionnement. *R.F.F.,* 33 : 449-477.

TRANQUILINI, W., 1979.– *Physiological ecology of the alpine timberline. Ecological studies 31.* Springer Verlag. Berlin. 137 p.

VAN DER MAAREL, E., 1996.– Pattern and process in the plant community : fifty years after A. S. WATT. *J. Veg. Sc.,* 7 (1) : 19-28.

WATT, A. S, 1947.– Pattern and process in the plant community. *The J. of Ecology,* 35 : 1-22.

WAUTHY, G., 1982.– Revue critique des relations entre la faune, la matière organique et les microorganismes dans les horizons organiques forestiers. *Agronomie,* 2 (7) : 667-675.

WHITTAKER, R.H., 1953.– A consideration of climax theory : the climax as a population and pattern. *Ecol. monogr.*, 23 : 41-78.

WHITTAKER, R. H. & LEVIN, S.A., 1977.– The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical population biology,* 12 : 117-139.

WOODWARD, F. I. & SMITH, T.M. 1994.– Global photosynthesis and stomacal conductance : modelling the controls by soil and climate. *Adv. in Botanical Research*, 20 : 1-41.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 253-259

LONG AND SHORT TERM GROWTH DYNAMICS OF *PICEA ABIES* (L.) KARST, *LARIX DECIDUA* MILL., *PINUS CEMBRA* (L.) AND CLIMATIC FACTORS: FIRST RESULTS OF AN INTEGRATED STUDY AT THE TIMBERLINE IN EASTERN ITALIAN ALPS*

Tommaso ANFODILLO, Marco CARRER, Stefano RENTO & Carlo URBINATI

Università degli Studi di Padova, Dipartimento Territorio e Sistemi AgroForestali
Agropolis, I-35020 Legnaro (PD), Italia.
(anfodill@agripolis.unipd.it)

SUMMARY
(original scientific paper)

First results of a study on radial growth dynamics of main timberline tree species in relation to climate in Eastern Italian Alps (Dolomites) are presented. Two different approaches were integrated to study Picea abies *(L.) Karst,* Larix decidua *Mill.,* Pinus cembra *(L.) responses to climate at different scale levels. A dendroecological analysis to assess long term growth of forests and a seasonal monitoring of wood formation process and water relations dynamics of some trees during the vegetative period were conducted. Significant changes have been observed in the mean monthly temperatures of the last 30 years in the direction of a weak "continentalization" of climate. Short term temperature fluctuations (week level) and tree water conditions seem also to influence the growth responses of the species; sap flow is involved in stem circumference daily variations..*

KEY WORDS: Timberline - Tree ring growth - Climate changes - Temperature -Water relations.

RÉSUMÉ
(travail original)

DYNAMIQUE DE CROISSANCE DE LONG ET COURT TERME DE PICEA ABIES *(L.) KARST,* LARIX DECIDUA *MILL.,* PINUS CEMBRA *(L.) ET FACTEURS CLIMATIQUES : PREMIERS RÉSULTATS D'UNE ÉTUDE INTÉGRÉE À LA LIMITE SUPRAFORESTIÈRE DANS LES ALPES ORIENTALES ITALIENNES.*
Les premiers résultats d'une étude sur la dynamique de croissance radiale des espèces d'arbres de la limite supraforestière dans les Dolomites (Italie) en relation avec le climat sont présentés ici. Une approche dendroécologique et écophysiologique ont été intégrées dans le but de suivre les réponses de croissance, actuelles et passées, à l'action du climat sur le mélèze, l'épicéa et le pin cembro. Des changements significatifs ont été observés au niveau des températures moyennes mensuelles qui, dans les derniers 30 ans, indiquent une faible continentalisation du climat local. Les variations à court terme de la température et les conditions hydriques des arbres semblent influencer la croissance des espèces ; le flux de sève est aussi impliqué dans les fluctuations dimensionnelles de la tige pendant la journée.

MOTS CLÉS : Limite supraforestière - Croissance radiale - Changements climatiques - Température - Relations hydriques.

INTRODUCTION

The role of upper timberline ecotones as indicators of environmental changes is widely recognized. The ideal approach to detect such eventual changes is integrating different methods and disciplines. The aim of this study is to assess long and short term tree radial growth dynamics in relation to the main climatic factors. Along a downscaling chronological gradient (from century to day/hours level), dendroecological analysis and continuous monitoring of tree functioning and microclimatic factors were used to analyse tree radial growth dynamics in the last centuries, their relationships with climate of the last decades and, at individual level, to relate the seasonal wood formation process to temperature and plant water status variations.

* Manuscrit reçu le 3 octobre 1996; version révisée acceptée pour publication le 2 décembre 1997.

Source : MNHN

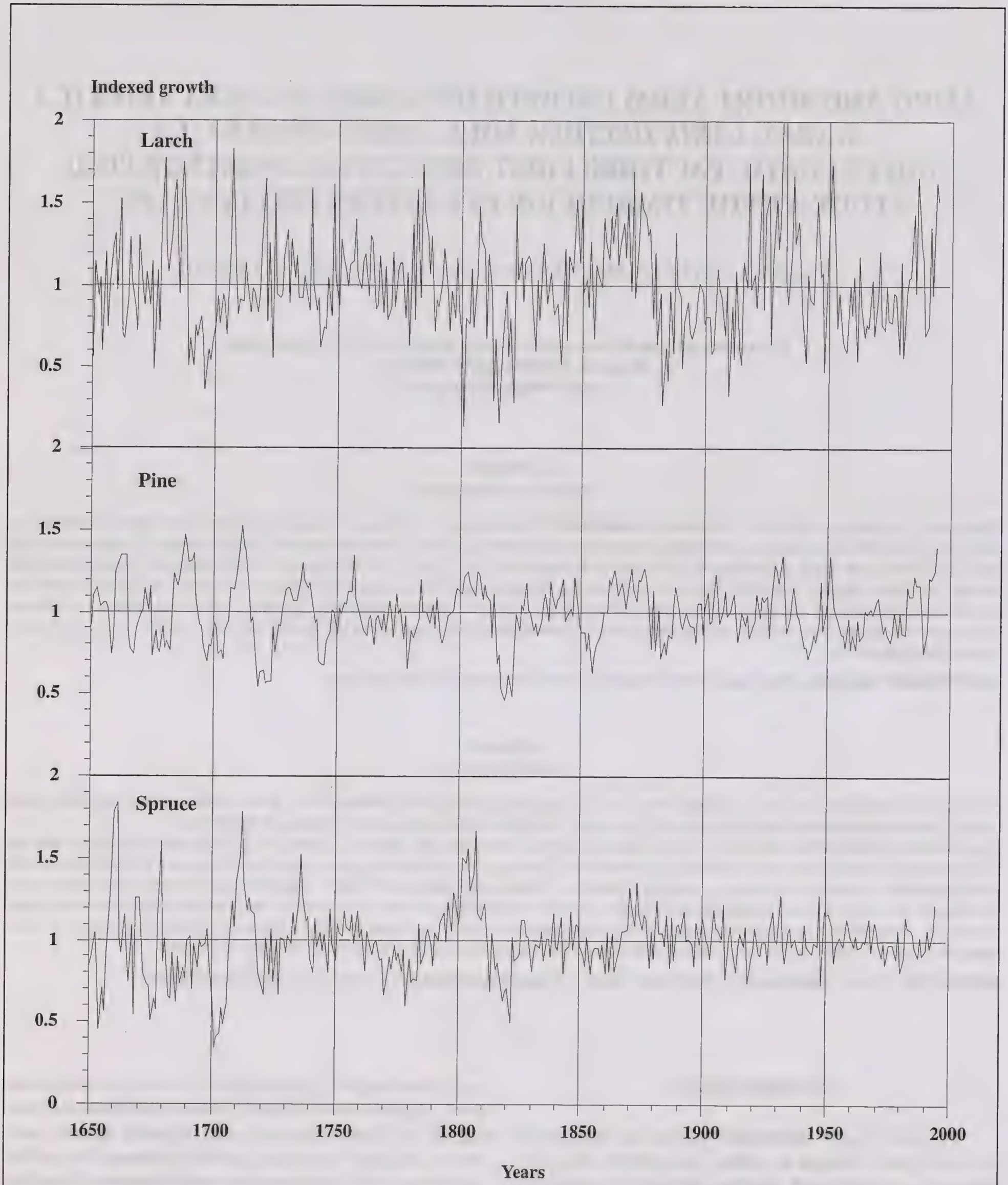


FIG. 1.– Age-detrended tree-ring chronologies of the three species. Only the last 350 common years are presented.
Chronologies moyennes standardisées de trois espèces.

Source : MNHN

MATERIAL AND METHODS

Two study sites where chosen at 2100 m asl in the Eastern Dolomites close to timberline mixed coniferous forests (Larici-cembretum) growing on dolomite and limestone bedrock and Rendzic Leptosols soils.

The first site, selected for the dendroecological analysis, is ecologically homogenous. Two cores extracted with a Pressler increment borer were taken from each of the 130 dominant trees sampled (57 *Larix decidua,* 38 *Pinus cembra,* 35 *Picea abies*). Trees mean age is around 250 years for larch, 200 for cembran pine and 150 for spruce.

Temperature and precipitation data used are from the closest meteorological station located down-valley in Cortina d'Ampezzo (1275 m asl) and covered the 1926-1994 period.

All samples were sanded, measured and crossdated using the Aniol CCTRMD and the software CATRAS. Site chronologies for the three species have been first computed using averaged raw data and succesfully synchronized with other site, local or regional Alpine chronologies (CARRER & URBINATI, 1996).

Standardization of tree curves and averaging was done with the software package ARSTAN (COOK, HOLMES, 1984) using a 128-year spline function to remove the age trend and eventual autocorrelation. The averaged indexed curves obtained for each species were then used for correlation analysis with temperature and precipitation data (PETERSON & PETERSON, 1994).

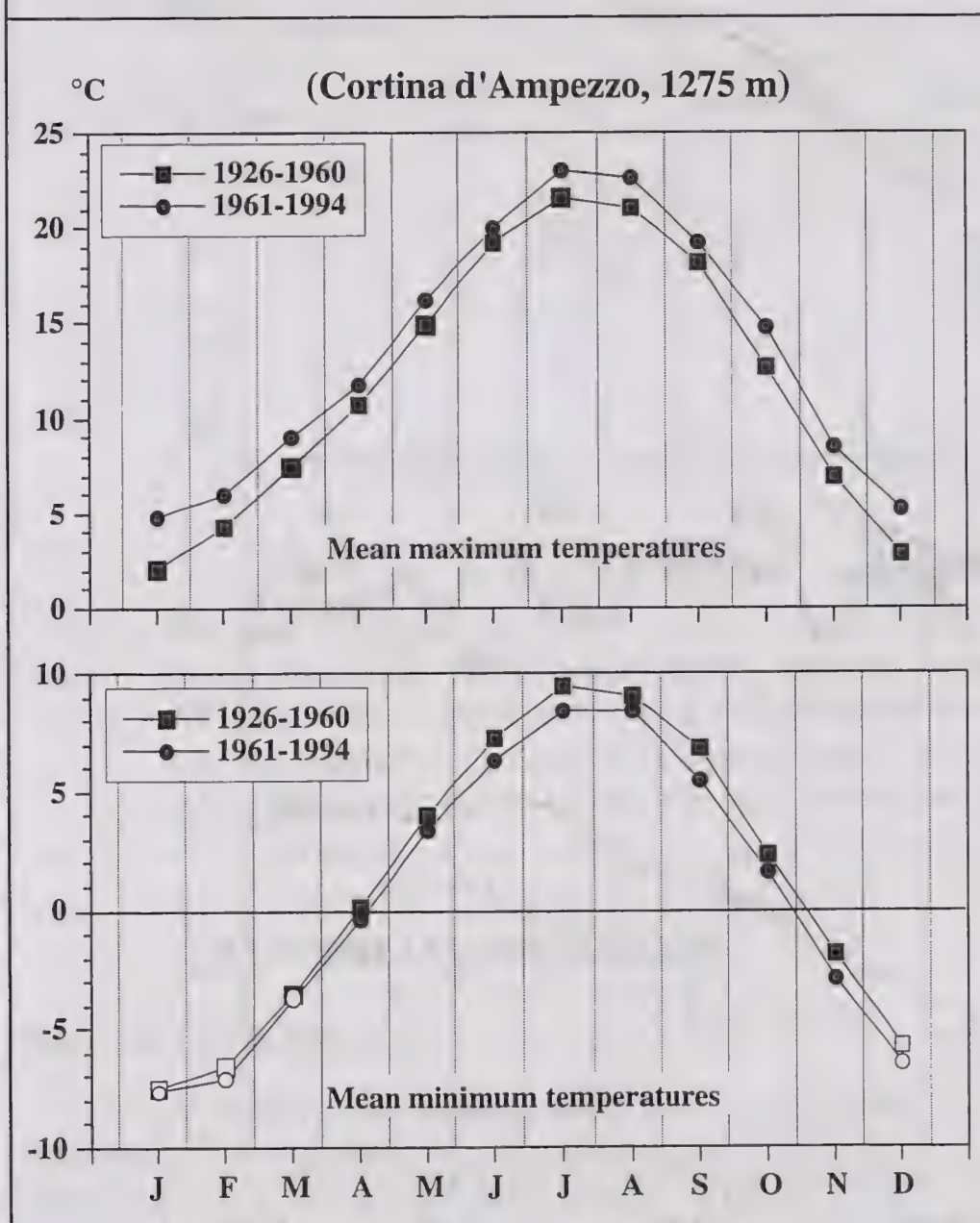


FIG. 2.– Mean of monthly maximum and minimum temperatures for periods 1926-1960 and 1961-1994. Full markers show significative difference ($p < 0.05$) between the two periods in each month.
Moyennes des températures maximales et températures minimales mensuelles pour les périodes 1926-1960 et 1961-1994. Les symboles noirs indiquent une différence significative ($p < 0,05$) entre les 2 périodes.

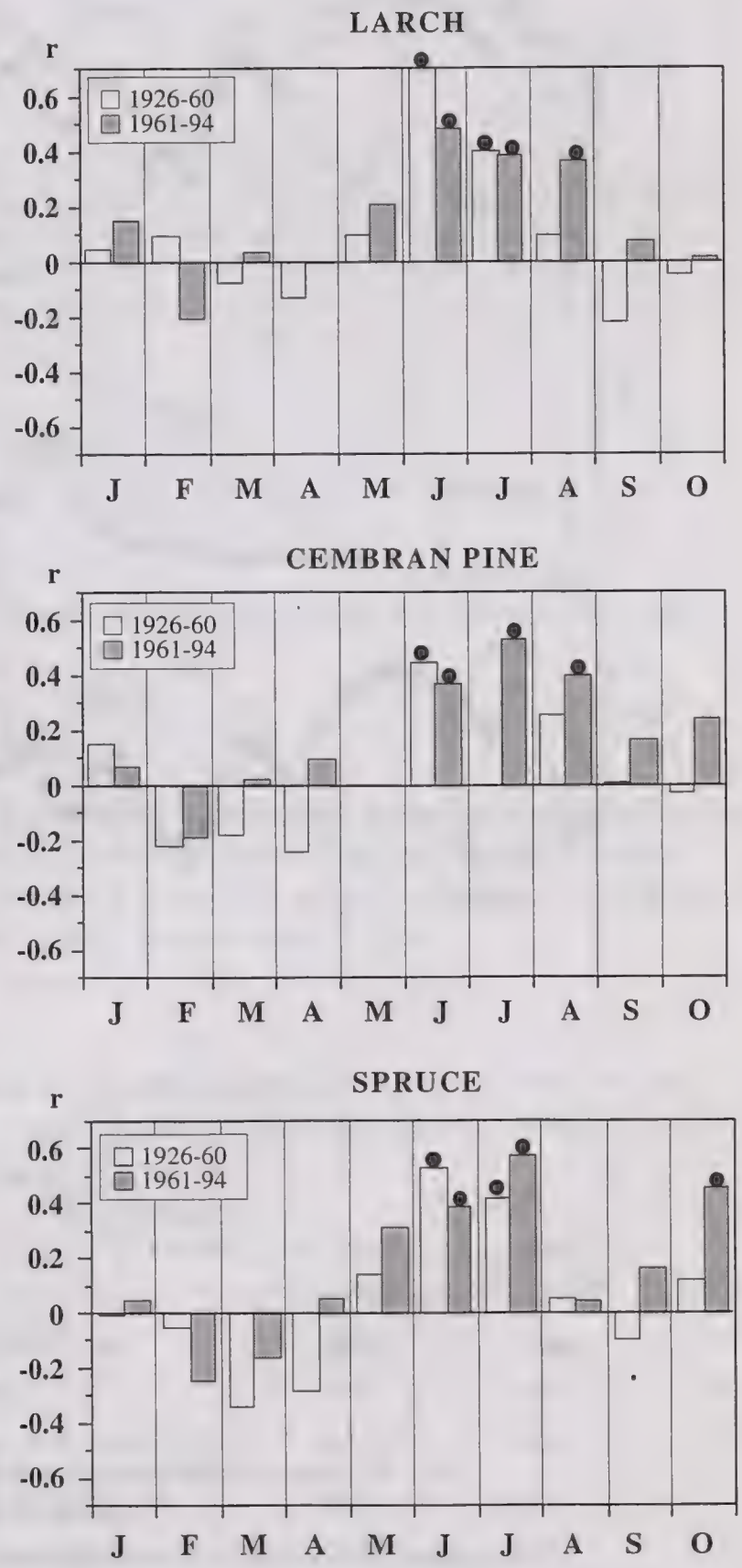


FIG. 3.– Maximum temperatures correlation functions for the three species; black dots (●) indicate significative values ($p < 0.05$).
Corrélation entre températures maximales et largeur des cernes de 3 espèces ; (●) valeurs significatives ($p < 0,05$).

Source : MNHN

For monitoring the 1995 and 1996 annual growth 4 trees (2 individuals at larch 36 and 57 years old and 2 of spruce 52 and 51 years old) having similar size features were chosen from a second site located a few km from the previous one. From each of the 4 sampled trees the following parameters were measured: stem circumference growth at d.b.h. using band dendrometers (mm 0.01 accuracy); stem, branch and needles temperatures with thermocouples; sapflow velocity to induce transpiration activity, using the GRANIER's method (GRANIER, 1985). A small meteorological station was also placed on site to register main microclimatic factors such as: air temperature, relative humidity, global radiation, photosynthetic active radiation (P.A.R.), wind direction and speed, precipitations and soil humidity. All measurements, recorded by a data logger every 1 minute then averaged every 30 minutes, allowed the appraisal of growth dynamics and water relations of the sampled trees.

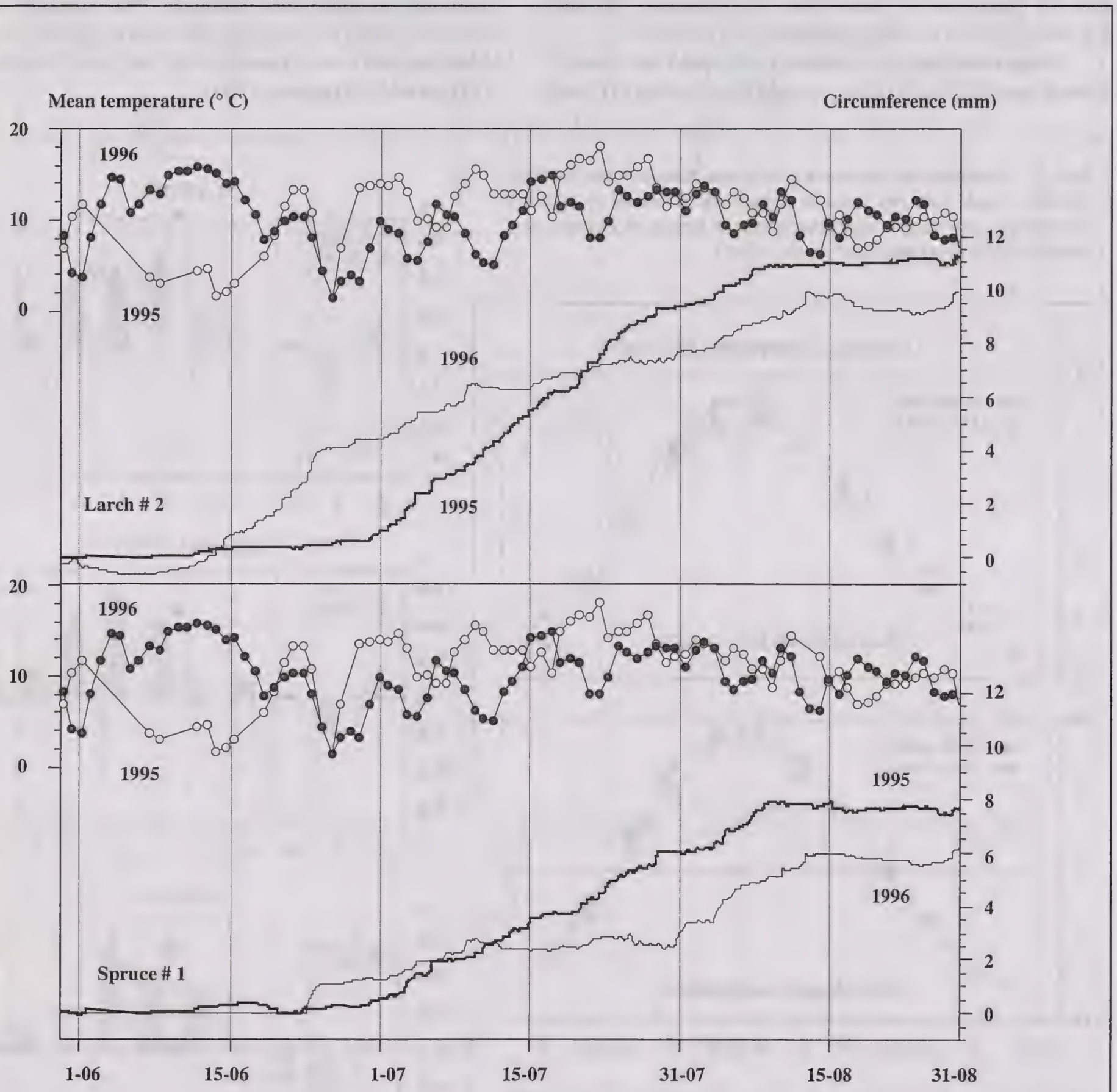


FIG. 4.– Stem circumference growth for two trees and daily mean air temperature during vegetative periods of 1995 and 1996.

Croissance de la circonférence des tiges de deux arbres et température moyenne journalière de l'air pendant deux saisons de végétation (1995-1996).

Source : MNHN

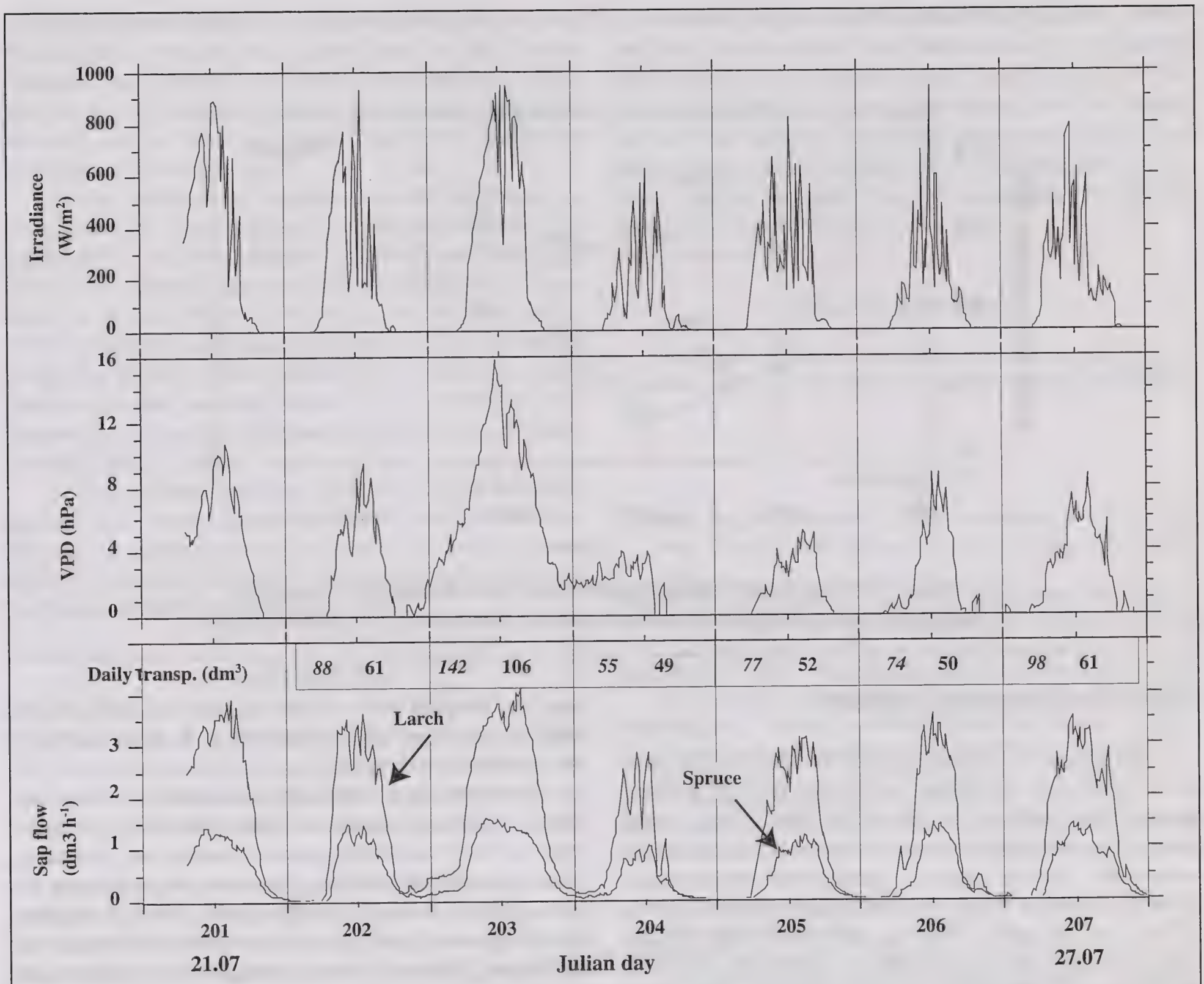


FIG. 5.– Irradiance, Vapour Pressure Deficit (VPD) and sap flow in spruce and larch recorded throughout a week (July 21-27, 1995). The amount of daily transpiration (dm^3) for the two species (larch in Italic)is shown at the top of the third graphic.

Rayonnement, Déficit de Pression de Vapeur (VPD) et flux de sève chez l'épicéa et le mélèze pendant une semaine (21-27 juillet 1995). La transpiration journalière (dm^3) pour les deux espèces est indiquée au bas de la figure.

RESULTS AND DISCUSSION

PAST GROWTH TRENDS

The site indexed chronologies show that all species are synchronized on high-frequency signals and also that low-frequency trend variations are present especially in larch (FIG. 1). Periods of evident reduced growth are around 1700 and 1820; they could be related to the effects of the Little Ice Age. Larch chronology has in fact some stadial and interstadial phases in common with that of "l'Orgère" (French Alps) (TESSIER, 1986). Mean sensitivity is higher in larch than spruce and pine (TAB. I) indicating a larger reactivity of this species to environmental factors, especially over the last century.

TABLE I.– Main statistical parameters of the three site chronologies. *Principaux paramètres statistiques de trois chronologies moyennes de station.*

	LARCH	STONE PINE	SPRUCE
N. of trees	57	38	35
Years	479	586	400
Mean ring width (mm)	0.73	0.85	0.92
Standard deviation	0.29	0.26	0.28
Autocorrelation (1st)	0.57	0.86	0.79
Mean Sensitivity	0.32	0.12	0.17

Source : MNHN

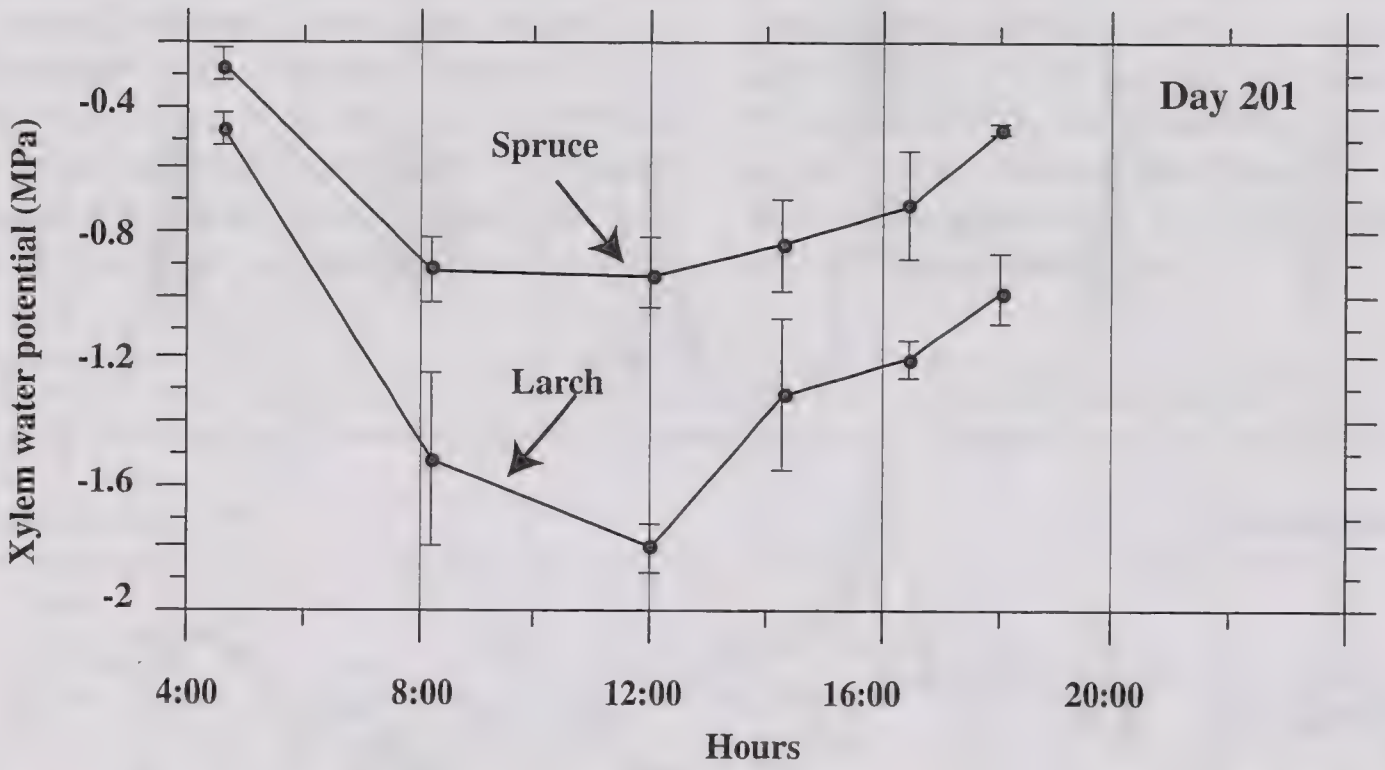


FIG. 6.– Variations of xylem water potential in spruce and larch during the julian day 201.
Variations de potentiel hydrique du xylème en épicéa et mélèze dans le jour julien (21 juillet).

CLIMATE -GROWTH RELATIONSHIP

The influence of precipitation on tree ring growth proved not to be significant, indicating the non limiting nature of this factor in this side of the Alps. Temperatures, instead, are well related to growth over the last decades. The temperature data set (mean of monthly highest (MAX) and mean of monthly lowest (MIN) temperatures) available from 1926, were divided in two sub-sets, 1926-1960 (A) and 1961-1994 (B), showing significant differences. Period B has higher MAX (Mean Diff. 1.6, $p < 0.0001$) and lower MIN (Mean Diff. 0.7, $p < 0.0001$) for all the 12 months, indicating a tendency toward a weak "continentalization" of local climate (FIG. 2).

Correlation functions ($p = 0.05$) were then computed using MAX and MIN and the indexed growth of the three species for the two sub-periods. MAX temperatures give more significative and clearer results than MIN. The temperature increase from A to B seem to have induced more favourable growing conditions expressed by the significance shifting from June to July (in spruce and stone pine) and also to August, in larch and pine (FIG. 3). The October significant positive correlations do not have a clear ecological explanation. However the increase of the r coefficient in B period, in the summer, can be interpreted as an extension of the vegetative season.

ANNUAL INCREMENT DYNAMICS

Correlations functions are only a preliminary tool to provide information on climate-growth relationships on long and medium term. A finer analysis was then used to better assess cause/effect interactions, at shorter term, in tree-environment dynamics.

Cumulated stem radial growths (expressed as circumference variations) of larch and spruce and daily air temperature for 1995 and 1996 growing seasons are compared (FIG. 4). In 1995 the tree-ring formation is synchronous for both species; it started at the end of June, probably triggered by a temperature raise, and stopped within the first decade of August. The major role of temperature in controlling growing activity is even more evident in 1996 when a) warmer conditions during the first decade of June caused an anticipated start of 10-15 days; b) a sudden decrease of mean daily temperature (from 10 to 1°C) seems to withdraw the cambial activity. Such changes are more evident in larch than in spruce.

The saw-tooth pattern of growth curves is mainly due to the daily variations in transpiration rates and stem water content. During the nightime stomata are closed and diameter increases because the diurnal water deficit is saturated by water uptake. On the contrary, when transpiration is high, diameter decreases. It is still debated if the shrinkage effect is mainly due to phloem cells, sapwood or phelloderm dehydration (HERZOG *et al.*, 1994; HINCKLEY & BRUCKERHOFF, 1975). Whatever the case, daily shrinkage and the amount of sap flow are clearly related.

GROWTH AND WATER RELATIONS

At the timberline in Eastern Italian Alps, trees very seldom undergo severe water stress because of frequent

Source : MNHN

and high precipitation in the vegetative period. Nevertheless stomatal conductance can be significantly reduced when conditions of moderate water stress occur leading to a decrease in potential growth, therefore playing an important role if climatic conditions should be changing in the near future.

Sudden variations of weather conditions, particularly cloudiness (and irradiance), seem to influence the course of transpiration, that was different in the 4 monitored trees (FIG. 5). In larch transpiration begins sharply and several minutes before spruce. A minor vapor pressure deficit (VPD) (3 hPa) and irradiance level of 500 W/m^{-2} determine a sap flow of about 80% of the daily maximum. The minimum twig water potential is about -1.8/-2.0 MPa (FIG. 6) suggesting a drought resistance mechanism as water-spender (LEVITT, 1980).

Spruce, instead, could be considered as a water-saver species since stomata closure takes place when VPD is very low and minimum xylem water potential is about -0.8/-1.0 MPa. This would confirm the adaptation of spruce to cool, but moist, climate (TRANQUILLINI, 1976).

CONCLUSIONS

Interactive use of dendroecological and ecophysiological techniques for studying tree growth responses to climate dynamics in timberline trees seem to give encouraging results, especially if the different operating levels of the two methods are considered.

Retrospective tree-ring analysis has proved some changes in growth trends within the last century. Moreover in relation to the increase of the MAX temperatures during the last 30 years, significance of tree-ring growth has shifted from June to July-August in larch and pine. Short-term temperature changes throughout the vegetative period influence the tree responses on the longer term, making crucial the identification of these "climatic marks" within the growing season.

Analysis of plant water relations suggests that a temperature increase could create better growth conditions for larch. The effects on spruce have to be considered in relation to possible increase of water stress conditions during the vegetative season. But more years of monitoring are yet necessary to achieve a clearer view of the complex interactions between tree growth and the apparently unstable climate of the last decades.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work is funded with grants of the Italian Ministry of University and Scientific Research and Technology (MURST ex 40%).

REFERENCES

CARRER, M. & URBINATI, C., 1996.– A chronology of *Pinus cembra* (L.) in the Italian Eastern Alps. *Dendrochronologia*, 14: 209-216.

COOK, E.R. & HOLMES, R.L., 1984.– *Users manual for program ARSTAN. Laboratory of Tree-Ring Research.* The University of Arizona, Tucson

GRANIER, A., 1985.– Une nouvelle méthode pour la mesure de flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sc. For.*, 43: 193-200.

HERZOG, K. L, THUM, R. & HÄSLER, R., 1994.– Diurnal variation in stem radii and tranpiration flow at different crown levels of a Norway spruce, *Picea abies* (L.) Karst. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie,* 23: 143-147

HINCKLEY, T.M. & BRUCKERHOFF, D.N., 1975.– The effects of drought on water relations and stem shrinkage of *Quercus alba.*. *Can. J. Bot.*, 53: 62-72

LEVITT, J., 1980.– *Responses of plants to environmental stresses.* 2nd edn, vol I & II. Academic Press, New York.

PETERSON, D.W. & PETERSON, D.L., 1994.– Effects of climate on radial growth of subalpine larch in the North Cascade Mountains. *Can. J. For. Res.*, 24: 1921-1932.

TESSIER, L., 1986.– Chronologie de mélèzes des Alpes et petit âge glaciaire. *Dendrochronologia,* 4: 97-113

TRANQUILLINI, W., 1979.– Physiological ecology of the Alpine timberline. Springer Verlag, Berlin.

Source : MNHN

Source : MNHN

Ecologie, t. 29 (1-2) 1998 : 261-265

BRÈVE HISTOIRE DE LA LICHÉNOLOGIE DANS LES ALPES FRANÇAISES NORD-OCCIDENTALES*

Juliette ASTA

Université Joseph Fourier Grenoble I, Laboratoire Écosystèmes Alpins
Centre de Biologie Alpine BP 53 X, F-38041 Grenoble Cedex.
(Juliette.Asta@ujf-grenoble.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

SHORT STORY OF LICHENOLOGY IN NORTH-WEST FRENCH ALPS.
Until 1970, the researches in lichenology in North West French Alps consisted after all about publications of short lists of lichenic species collected in various sites. Following the publication of "Les lichens. Etude biologique et flore illustrée" OZENDA & CLAUZADE (1970), many studies have been led by ASTA, alone or in collaboration with other researches and with her students about different aspects of fundamental and applied lichenology: ecology and biogeography of lichenic communities, detection of atmospheric pollution (fluoride, SO_2, diffuse pollution, heavy metals, emission of IUOM...), colonization of different substratums, physiology and biochemistry of lichens in extreme high altitude conditions (impact of UV-B)...

KEY WORDS: Alps - Lichens - Ecology - Atmospheric pollution - Extreme high altitude conditions.

RÉSUMÉ
(travail original)

Jusqu'en 1970, les travaux de lichénologie dans les Alpes françaises nord-occidentales se résumaient à donner un inventaire succinct des espèces lichéniques récoltées dans des stations diverses. Après la publication de l'ouvrage : "Les lichens. Étude biologique et flore illustrée" d'OZENDA & CLAUZADE (1970), plusieurs études ont été conduites dans cette région par ASTA, seule ou en collaboration avec divers chercheurs et avec ses élèves, sur différents aspects de la lichénologie fondamentale ou appliquée : écologie et biogéographie des groupements lichéniques, autoécologie, bioindication de pollutions atmosphériques (fluor, SO_2, pollution diffuse, métaux lourds, polluants émis par une usine d'incinération d'ordures ménagères...), colonisation de divers substrats, physiologie et biochimie des lichens en conditions extrêmes de haute altitude (effet des UV-B)...

MOTS CLÉS : Alpes - Lichens - Écologie - Pollution atmosphérique - Conditions extrêmes de haute altitude.

INTRODUCTION

De nombreux travaux de recherches lichénologiques ont été réalisés dans les Alpes françaises nord-occidentales auxquelles nous nous limiterons dans cette note de synthèse historique qui mériterait sans doute d'être ultérieurement élargie à l'ensemble de l'Arc alpin. En effet, ce domaine montagnard est écologiquement très favorable aux lichens dont il convient de souligner la diversité remarquable et le rôle dans la colonisation des milieux altimontains extrêmes. D'autre part les vallées alpines n'ont pas été épargnées par les pollutions concentrées ou diffuses où les lichens sont des indicateurs performants de l'évolution des milieux naturels et perturbés. Cette synthèse historique, nécessairement très brève, illustre la diversité et l'évolution des travaux et des concepts de la lichénologie dans la zone nord-occidentale alpine et française depuis la fin du XVIII^{e} siècle et peut être brossée à travers trois périodes principales.

DE DOMINIQUE VILLARS (1785) À 1960

En premier lieu (ASTA, 1980), les travaux de floristique en matière de lichénologie alpine, débutent réellement avec DOMINIQUE VILLARS, célèbre botaniste dauphinois qui décrit

* Manuscrit reçu le 25 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 6 octobre 1997.

Source : MNHN

dans son Histoire du Dauphiné (1785, 1786 à 1789) quelques types de lichens tels que *Lichen intestiniformis,* dénommé depuis *Parmelia intestiniformis* (Vill.) Ach. puis *Brodoa intestiniformis* (Vill.) Goward. L'herbier que cet auteur avait constitué aurait été déposé au Muséum d'Histoire Naturelle de Grenoble, mais n'a jamais été retrouvé en ce lieu. Il faut attendre la fin du XIX^{e} siècle pour voir réapparaître des recherches de lichénologie conséquentes. L'ABBÉ RAVAUD (1860 a et b), dont l'herbier a été déposé provisoirement à l'Université de Grenoble, indique dans les environs de Grenoble la présence de près de 180 espèces de lichens, PAYOT (1860, 1863 et 1876), puis PAYOT & HARMAND (1901) identifient 310 espèces environ dans la région de Chamonix et du Mont-Blanc.

Après 1950, il faut souligner les travaux de CHOISY (1954 a et b, 1960) dont le catalogue des lichens de la région lyonnaise indique des stations précieuses pour certaines espèces parfois disparues depuis, ceux de KOFLER sur les genres *Lecanora* et *Letharia* (1952, 1956) et sur les espèces des étages alpin et nival (1954), enfin, les premières recherches sur la végétation lichénique alpine du Lautaret et Galibier par CLAUZADE & RONDON (1959 et 1966).

Plusieurs herbiers ont été réalisés à partir d'échantillons récoltés dans les Alpes qui sont mentionnés dans un article synthétique (LEROND *et al.,* 1987).

DE 1960 À 1970

Avec l'arrivée du Professeur P. OZENDA à Grenoble en 1954, la lichénologie française connaît un nouvel essor avec la publication d'un traité portant sur : "L'Anatomie des Lichens" (1963) et surtout de l'ouvrage : "Les lichens. Étude biologique et flore illustrée" (1970), en collaboration avec CLAUZADE. Ces deux ouvrages, après le "Traité de Lichénologie" de DES ABBAYES, paru en 1951, vont inciter une nouvelle génération de chercheurs vers des recherches dépassant l'objectif de l'inventaire taxonomique et floristique, telles la phytosociologie et plus encore la biogéographie des lichens.

Ainsi, dans le Parc National de la Vanoise (ASTA, CLAUZADE & ROUX, 1972 à 1976) puis dans le Parc des Écrins (ASTA & ROUX, 1977) et en Haute-Savoie (ASTA, 1975), des contributions importantes concernent la végétation lichénique saxicole inféodées aux roches carbonatées initiales, puis à leurs formations d'altération. La biodiversité lichénique spécifique des Alpes françaises nord-occidentales s'est révélée très riche, avec près de 1 500 espèces répertoriées dans les départements de l'Isère, de la Savoie, de la Haute-Savoie et des Hautes-Alpes (la flore lichénique française compte 2 500 espèces environ) : une majorité d'espèces orophiles, mais également des espèces à affinités subméditerranéennes à méditerranéennes, des espèces à tendance océanique ou subocéanique, quelques arctico-alpines, et quelques rares espèces épiphylles à affinités tropicales (ASTA, 1970 a, b et c, 1972 a et b, 1975 b). Des espèces nouvelles pour la région, la France et la lichénologie ont été décrites. La connaissance de la flore de cette région s'est poursuivie (ASTA, 1984 et 1986), grâce à l'Association française de Lichénologie (excursions en Haute-Savoie, en 1988 et dans les Hautes-Alpes en 1991) (ASTA *et al.,* 1993).

DEPUIS 1970

Le développement de la "Lichénologie alpine" connaît alors, et notamment depuis 1970, par les travaux de lichénologie de J. ASTA, à l'Université de Grenoble, en collaboration avec d'autres chercheurs et avec ses élèves (ASTA, 1970, 1980, VAN HALUWYN *et al.,* 1986), une diversification dans les orientations qui va se révéler très féconde, qu'il s'agisse d'approches fondamentales ou appliquées :

Approche fondamentale de l'écologie des lichens.– Les travaux portent sur la biogéographie des lichens et l'écologie des groupements lichéniques en abordant l'étude des relations existant entre communautés lichéniques et étages, séries ou groupements phanérogamiques.

L'autoécologie des espèces lichéniques a été abordée par l'analyse statistique de données stationnelles : ainsi, a été étudiée l'influence de quelques facteurs écologiques sur des lichens saxicoles se développant sur roches plus ou moins décarbonatées en surface (ASTA & LACHET, 1981, ASTA, 1992).

Utilisation des lichens comme bioindicateurs de pollutions atmosphériques.– Sous l'influence de KOFLER, déjà quelques études avaient été lancées sur l'impact des pollutions atmosphériques sur les lichens (KOFLER *et al.*, 1968).

C'est surtout à partir de 1975 que les premiers travaux réalisés sur la bioindication de la pollution fluorée à l'aide des lichens ont été lancés en France, la plupart des vallées alpines (Maurienne, Romanche, Val d'Arly) étant le lieu d'installation d'usines d'aluminium et par conséquent d'une pollution fluorée qui sévit dans ces vallées durant plusieurs décennies. Les lichens ont été utilisés comme bioaccumulateurs de fluor. Ces recherches ont montré que la diminution de la concentration en fluor des thalles pouvait être mise en corrélation étroite avec la dépollution atmosphérique des vallées de la Maurienne et de la Romanche (ASTA, 1980, ASTA & GARREC, 1980, BELANDRIA, 1986, BELANDRIA & ASTA, 1987, BELANDRIA *et al.*, 1989 et 1991). Depuis, d'autres types de pollutions sont étudiées, à l'aide des lichens, dans la région Rhône-Alpes (ASTA, 1993) :

• un travail réalisé en 1984 dans la région lyonnaise porte sur la détection du SO_2 à l'aide des lichens. Il a mis en évidence, pour la première fois en France et de façon statistique que, suite à la diminution du SO_2, la végétation

Source : MNHN

lichénique recolonisait le terrain mais avec un temps de retard (phénomène d'hystérésis) d'environ quatre années (BELANDRIA, 1985 et 1986, BELANDRIA & ASTA, 1986). Une thèse en cours de réalisation (K. KHALIL) montre une extension spectaculaire depuis 1984 des espèces sensibles au SO_2, ainsi que la progression d'espèces nitrophiles (KHALIL & ASTA, sous presse) ;

• un travail similaire conduit, en parallèle, par S. GOMBERT sur l'agglomération grenobloise devrait permettre de mettre en corrélation la présence et le recouvrement des espèces lichéniques épiphytes avec la présence de polluants qui préoccupent les pouvoirs publics (Nox, Ozone...). Des recherches exemplaires conduites avec les lichens ont permis de mettre en évidence la diminution des pollutions émises par l'Usine d'Incinération des Ordures Ménagères de l'agglomération grenobloise dans la détection des ions chlorures, des métaux lourds (Pb et Cd), et des COV grâce à des études conduites in situ et en laboratoire (GOMBERT & ASTA, 1995 et sous presse) ;

• dès son arrivée au Centre de Biologie Alpine, le Professeur SOUCHIER entreprit la mise en application du programme DEFORPA dans les Alpes et développa les études sur le dépérissement des forêts et la pollution diffuse. Dans ce domaine, les lichens (sauf *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. favorisé sur les écorces acides) ne sont pas des indicateurs aussi pertinents dans le cas de faible pollution que dans les pollutions de proximité. Par contre, les écorces sont de bons indicateurs, les écorces des sapins et des épicéas dépérissants présentant une acidité plus forte et une conductivité plus faible que celles des arbres sains (LEGRAND, 1991, LEGRAND & ASTA, 1993, 1995, LEGRAND *et al.*, 1996).

• enfin, dans le cadre du Plan État Région qui a débuté fin 1995, les premiers travaux sur l'extension des espèces lichéniques nitrophiles sont entrepris dans le Bassin du Bourg d'Oisans, l'agglomération grenobloise, la vallée du Grésivaudan et la vallée de la Maurienne.

Études de l'interface lichen-substrat dans les phénomènes de colonisation des milieux extrêmes par les lichens

• sur les roches compactes, des travaux de collaboration avec le CEMAGREF (équipe dirigée par J.-J. BRUN) et l'Université de Paris VI (M.A. LETROUIT), débouchent sur une connaissance précise de l'implantation biologique et la progression des lichens : en milieu calcaire (sur fronts de carrières, DELCROS *et al.*, sous presse) et pour *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC en milieu acide (ASTA *et al.*, 1989, LETROUIT & ASTA, 1994, ASTA & LETROUIT, 1995).

• les recherches en matière de pédogenèse initiale montre le rôle des lichens dans l'altération biologique et biochimique (acides lichéniques) aux premiers stades de différenciation des sols sur matériaux détritiques. L'approche micromorphologique et même ultrastructurale a été mise au point par TOUTAIN (en collaboration avec LETROUIT & SOUCHIER). Ainsi, dans les milieux extrêmes où ils sont abondants, les lichens exercent une action d'altération biologique non négligeable sur les supports minéraux à l'échelle d'un microsite, en relation avec l'incorporation de composés humiques au milieu minéral : le lichen *Baeomyces rufus* (Huds.) Rebend. intervient dans la colonisation de pistes de ski (ASTA, 1985, ASTA *et al.*, 1986, ASTA *et al.*, sous presse). A l'échelle d'une station, les lichens colonisateurs participent à l'initiation de la pédogenèse (BERTINELLI *et al.*, 1993).

Une orientation nouvelle caractérise, depuis 1993 surtout, les travaux de lichénologie engagés à Grenoble par le Laboratoire Écosystèmes Alpins de l'Université Joseph Fourier (J. ASTA) en collaboration avec différentes équipes du CNRS (BLIGNY, Centre d'Études Nucléaires de Grenoble) et de l'Université (MARIGO, Équipe d'Écophysiologie, TISSUT, Laboratoire de Physiologie Cellulaire Végétale et CHIRON DE LA CASINIERE, Équipe de Physique sur les Interactions entre Rayonnement Solaire et Atmosphère).

Il s'agit de répondre au problème des changements environnementaux globaux et à leurs multiples incidences : ces recherches s'articulent autour du thème *"Mécanismes physiologiques d'adaptation des lichens en conditions extrêmes"*, dont l'effet des radiations UV-B. Le modèle biologique de la symbiose lichénique, comparé à d'autres modes de fonctionnements végétaux (plantes CAM, pois...) est étudié, notamment au Jardin Alpin du Centre de Recherches du Lautaret ; les premières recherches apportent des résultats originaux (ASTA *et al.*, 1992, thèse de BACHEREAU, 1997, BACHEREAU & ASTA, sous presse).

CONCLUSIONS

Les travaux de lichénologie réalisés dans les Alpes françaises du Nord ont suivi une évolution qui reflète celle des recherches conduites en général dans le domaine botanique. Prenant appui sur les données acquises d'abord par la systématique et la floristique, les recherches se sont portées ensuite vers la biogéographie et la phytosociologie.

Depuis 1970, près d'une centaine d'articles scientifiques ont été publiés. A l'image des travaux anglo-saxons et notamment au Royaume-Uni où un investissement scientifique important a connu une forte diversification, les recherches se sont davantage orientées dans la détection des pollutions atmosphériques, la colonisation des substrats et plus récemment sur des études plus fines de physiologie et de biochimie en conditions extrêmes de haute altitude.

Source : MNHN

Tous les champs scientifiques précédemment cités mériteraient d'être approfondis : en systématique, il serait opportun de développer à l'avenir une meilleure exploitation des herbiers dauphinois et savoyards, notamment en relation avec le Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (SCHMIDT) et, ultérieurement, dans une opération concertée à l'échelle internationale afin d'établir une liste d'espèces qui pourrait s'étendre à l'ensemble de l'Arc alpin en collaboration avec les autrichiens (TÜRK, HAFFELNER), les allemands (WIRTH) et les italiens (NIMIS). De même, dans le domaine de la floristique, il est indispensable de conduire des investigations plus nombreuses sur la flore et la végétation lichéniques dans les massifs montagneux. Mais c'est dans le domaine des effets physiologiques et biochimiques des contraintes environnementales sur les lichens que les travaux sont appelés à se développer dans les prochaines années : impacts des polluants (NOx par exemple) sur les activités enzymatiques des constituants lichéniques, effets des radiations UV-B sur la synthèse des composés phénoliques, nature du récepteur, processus d'activation…

Le caractère pluridisciplinaire de la lichénologie moderne, et les vastes perspectives qui sont ainsi ouvertes, mérite d'être souligné.

BIBLIOGRAPHIE

ABBAYES, H. des, 1951.– *Traité de Lichénologie.* Paris, Lechevalier, 217 p.

ASTA, J.,1970 a.– *Étude lichénologique des différents étages de végétation dans la région de Grenoble.* Univ. de Grenoble, Thèse de 3e cycle :167 p.

ASTA, J., 1970 b.– Quelques lichens intéressants observés en Maurienne. *Ann. C.U. de Savoie,* VIII : 81-90.

ASTA, J., 1970 c.– Lichens observés dans les Massifs de la Grande Chartreuse et de Belledonne. *Ann. C.U. de Savoie*, VIII, 91-97.

ASTA, J., 1972 a.– *Lecidea praeruptorum* DR et Magn. et *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt : deux lichens intéressants pour la flore française. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 119 : 127-132.

ASTA, J., 1972 b.– Quelques lichens intéressants de la région de Sisteron (Basses Alpes). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 119 : 133-140.

ASTA, J., 1975 a.– Contribution à l'étude de la flore et de la végétation lichéniques du Massif des Aiguilles Rouges et du Massif du Mont-Blanc. *Ann. C.U. de Savoie*, tome spécial : 107-140.

ASTA, J., 1975 b.– Quelques espèces de lichens nouvelles ou intéressantes pour les Alpes septentrionales. *Ann. C.U. de Savoie*, II : 45-57.

ASTA, J., 1980.– *Flore et végétation lichéniques des Alpes Nord-Occidentales : écologie, biogéographie, écophysiologie, biodétection de la pollution fluorée.* Univ. Grenoble. Thèse Doctorat d'État, tome I : 249 p., 49 fig, 71 tabl. et tome II (regroupant 13 publications).

ASTA, J., 1984.– Flore et végétation lichéniques des étages alpin supérieur et nival des Alpes Nord-Occidentales françaises. *Ecologie des milieux montagnards et de haute altitude. Documents d'Ecologie Pyrénéenne.* III-IV : 119-123.

ASTA, J., 1985.– Colonisation par les lichens et les mousses. L'aménagement de la haute-montagne et ses conséquences sur l'environnement. *Le Canton d'Aime (Savoie). CNRS-PIREN - MAB* : 266-276.

ASTA, J., 1986.– Flore et végétation lichéniques de la pinède à crochets du Bois du Sapey (Pellafol, Isère). *Bull. Féd. Myc. Dauphiné-Savoie.*,101 : 9-12.

ASTA, J., 1992.– Constitution minérale de quelques espèces de lichens. *Bull. Soc. Bot. Fr.,* 139, *Actualités Botaniques*, 1 : 81-97.

ASTA, J., 1993.– Les lichens, bioindicateurs de pollution atmosphérique dans la région Rhône-Alpes. *Bull. As. Fr. Lich. Mémoires n° 2, Les lichens bioindicateurs de la qualité de l'air* : 71-84.

ASTA, J., AVNAIM, M. & LETROUIT, M.A., 1986.– Colonisation d'un sol vierge par *Baeomyces rufus* (Huds.) Rebend. (lichen) et *Pogonatum urnigerum* (HW.) P.Beauv. (mousse) : aspects morphologique et structural. *Tr. Sc. Parc Nat. Vanoise*, XV : 83-101.

ASTA, J., BOISSIERE, J.C., MONTAVONT, J.P. & REMY C., 1993.– Contribution à la flore lichénique du Briançonnais. *Bull. Ass. Fr. Lichénol.*, 18 (1) : 21-45.

ASTA, J., CLAUZADE, G., & ROUX, C., 1972.– Premier aperçu de la végétation lichénique du Parc National de la Vanoise. *Tr. Sc. Parc Nat. Vanoise,* II : 73-105.

ASTA, J., CLAUZADE, G., & ROUX, C., 1973 a.– Étude de quelques groupements lichéniques saxicoles et calcicoles du Parc National de la Vanoise. *Tr. Sc. Parc Nat. Vanoise*, III : 73-100.

ASTA, J., CLAUZADE, G., & ROUX, C., 1973 b.– *Stenhammarelletum turgidae* Hertel ex Asta, Clauzade & Roux ass. nov. Univ. Lisboa, *Rev. Fac. Cie., Port.*, XII (2) : 543-567.

ASTA, J., CLAUZADE, G., & ROUX, C., 1974.– Complément à l'étude de la végétation lichénique du massif de la Vanoise. *Tr. Sc. Parc Nat. Vanoise,* V : 105-112.

ASTA, J., CLAUZADE, G., & ROUX, C., 1975.– *Staurothele sapaudica* Asta, Clauzade & Roux, sp. nov. *Tr. Sc. Parc Nat. Vanoise*, VI : 89-93.

ASTA, J., CLAUZADE, G., & ROUX, C., 1976.– Complément à l'étude de la végétation lichénique du massif de la Vanoise (II). *Tr. Sc. Parc Nat. Vanoise*, VII : 91-100.

ASTA, J., & GARREC, J.P., 1980.– Étude de l'accumulation du fluor dans les lichens d'une vallée alpine polluée. *Environm. Poll.*, 21 : 267-286.

ASTA, J., JUGE, C., GOUT, E. & BLIGNY, R., 1992.– Lichens : models to study the adaptation to extreme high mountain environment. *First Conference on the Physiology and biochemistry of high mountain plants, 2-3 Juillet 1992, Villar d'Arène, Hautes-Alpes.* Poster.

ASTA, J., & LACHET, B., 1981.– Étude phytosociologique et écologique de lichens saxicoles de haute montagne par des méthodes statistiques multidimensionnelles. *Tr. Sc. Parc Nat. Vanoise*, XI : 149-179.

ASTA, J. & LETROUIT, M.A., 1995.– Observations on the early growth of *Rhizocarpon geographicum* thalli. *Herzogia*, 11 : 239-252.

ASTA, J., LETROUIT, M.A. & WAGNER, J., 1989.– Colonisation de quartzites en milieu alpin par *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. (lichen crustacé saxicole). I.– Les différents modes de développement du thalle. *Tr. Sc. Parc Nat. Vanoise* . XVII : 63-88.

ASTA, J., ORRY, F., TOUTAIN, F., SOUCHIER, B. & VILLEMIN, G.– Micromorphological and ultramicroscopic investigations on the lichen-soil interface. 12 p, 27 fig. *Soil Biol. Bioch.* (sous presse).

ASTA, J. & ROUX, C., 1977.– Étude écologique et phytosociologique de la végétation lichénique des roches plus ou moins décalcifiées en surface aux étages subalpin et alpin des Alpes Françaises. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 37 : 23-81.

BACHEREAU, F., 1997.– Effets de l'exclusion sélective du rayonnement solaire (visible et UV) de haute altitude sur la biochimie et la physiologie de divers modèles végétaux : *Cetraria islandica*

Source : MNHN

L.) Ach. (lichen), le Pois nain (*Pisum sativum* L.) et l'Orpin blanc (*Sedum album* L.). Thèse de l'Université de Grenoble 1 : 169 p.

BACHEREAU, F. & ASTA, J.– Effects of solar ultra-violet radiations in high altitude on the physiology and the biochemistry of a terricolous lichen (*Cetraria islandica* (L.) Ach.). *Symbiosis*, 23 : 21 p. (in press).

BELANDRIA, G., 1985.– *Détection de la pollution atmosphérique acide par les lichens dans la région lyonnaise.* Rapport USMG DDASSR : 76 p.

BELANDRIA,G., 1986.– *Lichens et pollution atmosphérique dans la région Rhône-Alpes. Biodétection de la pollution acide et fluorée. Effet des polluants sur la germination des spores.* Thèse de l'Université de Grenoble 1 : 177 p.

BELANDRIA, G., & ASTA, J., 1986.– Les lichens bioindicateurs : la pollution acide dans la région lyonnaise. *Poll. Atm.* 109 : 10-23.

BELANDRIA, G., & ASTA, J., 1987.– Les lichens bioaccumulateurs : régression de la pollution fluorée dans la vallée de la Romanche (Isère, France). *Bull. Ecol.* 18 : 117-126.

BELANDRIA, G., ASTA, J., & GARREC, J.P., 1991.– Diminutions of fluorine contents in lichens due to a regression of pollution in an alpine valley (Maurienne, Savoie, France) from 1975 to 1985. *Rev. Ecol. Alpine,* I : 45-58.

BELANDRIA, G., ASTA, J. & NURIT, F. 1989.– Effects of sulphur dioxide and fluoride on ascospore germination of several lichens. *Lichenologist*, 21 (1) :79-86.

BERTINELLI, F., PETITCOLAS, V., ASTA, J., SOUCHIER, B. & RICHARD, R., 1993.– Relations dynamiques entre la végétation et le sol sur éboulis froid dans les Alpes Françaises méridionales. *Rev. Ecol. Alp.*, II : 93-104.

CHOISY, M., 1954 a.– *Catalogue des lichens de la région lyonnaise*. Paris, lechevalier : 154 p.

CHOISY, M., 1954 b.– Une station de lichens foliicoles en Savoie. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 7 : 186 p.

CHOISY, M., 1960.– De la lichénologie en général et des lichénologues en particulier. 85e Congrès des Société Savantes : 401-418.

CLAUZADE, G. & RONDON, Y., 1959.– Aperçu sur la végétation lichénique alpine dans la région du Lautaret et du Galibier. *Rev. Br. et Lich.*, XXVIII (3-4) : 361-399.

CLAUZADE, G. & RONDON, Y., 1966.– Complément à l'étude de la végétation lichénique alpine dans la région du Lautaret et du Galibier. *Rev. Fac. Ciências Lisboa,* 2A série, C, XIV (1) : 13-18.

DELCROS, P., ASTA, J. & BRUN, J.J., 1997.– Utilisation d'un système d'information géographique pour l'étude de la dynamique spatiale des lichens, Actes du Colloque "Lichens et environnement : colonisation de milieux naturels et perturbés". 19 et 20 Mai 1994, Grenoble A paraître dans *Bull. Ass. Fr. Lich.* Mémoires n° 3 (1997), 15 p.,(sous presse).

GOMBERT, S. & ASTA, J., 1995.– Étude d'impact autour de l'usine d'incinération des ordures ménagères de Grenoble à l'aide des lichens.*Colloque "Bioindicateurs végétaux de la qualité de l'air"*, Paris, Novembre 1995 : 43-49d.

GOMBERT, S. & ASTA, J.,.– The effect of refuse incinerator fumes on the lead and cadmium content of experimentally exposed corticolous lichens. *Water, Air and Soil Pollution*,14 p. (in press).

KHALIL, K. & ASTA, J.,.– Les lichens, bioindicateurs de pollution atmosphérique dans la région lyonnaise. *Ecologie*, 12 p. (sous presse).

KOFLER, L., 1952.– Remarques sur les stations et le comportement de deux lichens du genre *Letharia* Hue dans les Alpes du Dauphiné. Congrés des Sociétés savantes : 249-253.

KOFLER, L., 1954.– Les lichens des étages alpin et nival (Étude botanique de l'étage alpin particulièrement en france, 8e Congrès International de Botanique). 10 p.

KOFLER, L., 1956.– Remarques sur les *Lecanora* corticoles du groupe *subfusca*. Leur répartition dans les Alpes du dauphiné. *Rev. Bryol. et Lichénol.*, 25 (1-2) : 167-182.

KOFLER, L., JACQUARD, F. & MARTIN, J.F., 1968.– Influence de fumées d'usines sur la germination des spores de certains lichens. *Soc. Bot. Fr.* Colloque sur les lichens, Paris, 1967 : 219-230.

LEGRAND, I., 1991.– *Végétation lichénique corticole et caractéristiques physico-chimiques des écorces : relation avec la symptomatologie du dépérissement des forêts des Alpes du Nord.* Thèse de l'Université de Grenoble, 202 p.

LEGRAND, I. & ASTA, J. 1993.– Le dépérissement observé en Isère sur sapin et épicea : relations avec les caractéristiques physico-chimiques des écorces. *Ann. Sc. For.*, 50, 3 : 235-247.

LEGRAND, I. & ASTA, J. 1995.– Epiphytic flora and bark characteristics (pH, conductivity) in relation to forest decline in the Northern Alps. *In Forest decline and air pollution effects in the french mountains,* de LANDMANN et BONNEAU (Eds.), Springer Verlag Berlin Heidelberg : 394-403.

LEGRAND, I., ASTA, J. & GOUDARD, Y., 1996.– Variations in bark acidity and conductivity over the trunk length of silver fir and Norway spruce.*Trees.*, 11, 54-58.

LEROND, M., VAN HALUWYN, C., ASTA, J. & LAMY, D., 1987.– Inventaire des herbiers français de lichens. *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.*, 8 : 1-25.

LETROUIT-GALINOU, M.A. & ASTA, J. 1994.– Thallus morphogenesis in some lichens. *Crypto. Bot.*, 4 : 274-282.

OZENDA, P., 1963.– *Lichens,* in Handbuch der Pflanzenanatomie, bd VI, 9, Lindsbauer K. (ed.), Borntraeger, Berlin : 199 p.

OZENDA, P. & CLAUZADE, G., 1970.– *Les Lichens. Étude biologique et flore illustrée.* Masson, Paris : 801 p.

PAYOT, V., 1860.– Catalogue phytostatistique de Plantes cryptogames cellulaires ou guide du lichénologue du Mont-Blanc. *Bull. Soc. vaudoise des Sc. Nat.*, 7 :.4-32.

PAYOT, V., 1863.– Note sur quelques lichens, mousses et fougères du Mont-Blanc. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 10 : 129.

PAYOT, V., 1876.– Florule de l'excursionniste aux Gorges de la Diozaz. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 23 : 394-397.

PAYOT, V. & HARMAND, l'Abbé, 1901.– Lichens recuillis sur le Massif du Mont-Blanc, principalement par M. Venance PAYOT, naturaliste à Chamonix et déterminés par M. l'Abbé HARMAND. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 48 : 65-91.

RAVAUD, Abbé, 1860 a.– Mousses, hépatiques et lichens de l'arondissement de Grenoble et des montagnes qui l'avoisinent. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, Session extraordinaire à Grenoble en août : 754-768.

RAVAUD, Abbé, 1860 b.– *Guide du botaniste dans le Dauphiné.* Grenoble, Xavier DREVET, 4 vol.

VAN HALUWYN, C., ASTA, J., BEGUINOT, J., BOTINEAU, M., DERUELLE, S., LEROND,M., & ROUX,C., 1986.– Lichens et environnement. Quelques travaux français depuis 1970. *In* Progrès récents en lichénologie, Journées d'Études du 24 Janvier 1986. *Bull. Soc. Bot. Fr.*,133, *Actualités Botaniques*, 2 : 81-112.

VILLARS, D., 1785.– *Flora delphinensis sive elenchus generum et specierum plantarium indigenarum.* GILIBERT, J.E., (éd.) :127 p.

VILLARS, D., 1786 à 1789.– *Histoire des plantes du Dauphiné.* Paris, 3 vol. I : 1786 : 468 p. II : 1787 : 690 p. III : 1789 : 1091 p.

Source : MNHN

Source : MNHN

Ecologie, t. 29 (1-2) 1998 : 267-270

EFFECTS OF SOLAR ULTRAVIOLET RADIATION AT HIGH ALTITUDE ON THE PHENOLIC COMPOUNDS CONTENTS OF *Cetraria islandica* (L.) ACH. (TERRICOLOUS LICHEN) *

Frédéric BACHEREAU & Juliette ASTA[1]

Université Joseph Fourier, Centre de Biologie Alpine, Laboratoire Écosystèmes Alpins,
BP 53, 38041 Grenoble Cedex, France.
[1](jasta@ujf-grenoble.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

This field experiment which took place at 2100 m altitude, is based on selective screening of UV-B and UV-A solar radiation by means of screening plates. After a 3 months treatment period, the phenolic compounds level of Cetraria islandica thalli *was analysed by RP HPLC. The screening of UV-B radiation has induced a 53 % average decrease in the level of 8 of the 12 molecules analysed. The screening effect of UV-A band on the phenolic compounds pool was not significant. These results demonstrate for the first time the effect of UV-B radiation on the biosynthesis of these phenolic compounds.*

KEY WORDS: Altitude - UV-B - UV-A - UV filters - RP HPLC - Phenolic compounds - *Cetraria islandica.*

RÉSUMÉ
(travail original)

EFFETS DU RAYONNEMENT SOLAIRE ULTRA-VIOLET EN HAUTE-ALTITUDE SUR LA TENEUR EN COMPOSÉS PHÉNOLIQUES DE CETRARIA ISLANDICA *(L.) ACH. (LICHEN TERRICOLE).*
L'expérimentation qui s'est déroulée à 2100 m d'altitude, est basée sur la suppression sélective des UV-B ou des UV-A solaires au moyen de filtres. La teneur en composés phénoliques des thalles de Cetraria islandica *a été analysée par CLHP en phase inverse après 3 mois de traitement. La suppression des radiations UV-B a induit une diminution moyenne de 53 % de la concentration de 8 des 12 molécules séparées. La suppression des radiation UV-A n'a pas d'effet significatif sur la teneur moyenne de ces composés phénoliques. Ces résultats démontrent pour la première fois l'action des radiations UV-B sur la biosynthèse de ces composés phénoliques.*

MOTS CLÉS : Altitude - UV-B - UV-A - Filtres UV - CLHP - Composés phénoliques - *Cetraria islandica.*

INTRODUCTION

This work fits into the general pattern of global climatic changes. Due to the stratospheric ozone depletion (KER, 1991, 1992), we observe an increased UV-B (280-320 nm) level on earth (BLUMTHALER & AMBACH, 1990).

Lichen model exhibits interesting features for UV experiments. As a matter of fact, this particular plant group is common in high altitude ecosystems, has a slow growth rate and lacks a cuticule and epidermis. Lichens would therefore need to employ biochemical resistance strategies if they are to protect themselves against the high solar fluxes prevailing at high altitudes.

Some laboratory experiments have demonstrated that the concentrations of phenolic compounds in lichens increases with increasing light intensities (RUNDEL, 1969; FAHSELT, 1981; STEPHENSON & RUNDEL, 1979; MATEOS *et al.*, 1993). The two most common lichen substances, usnic acid and parietine, have a strong UV absorbance (RUNDEL, 1969; HILL & WOOLHOUSE, 1966). Pigmentation could protect the phycobionte against UV radiation, particularly in high mountain lichens (KAPPEN, 1973). In the same way,

* Manuscrit reçu le 25 octobre 1996; version révisée acceptée pour publication le 18 septembre 1997.

Source : MNHN

some authors (ANON, 1991; GALLOWAY, 1992; QUILHOT *et al.*, 1994) believe that lichens are a potentially useful tool in monitoring long-term effects of ozone layer thinning.

Experimental data regarding the protective screening function of these phenolic compounds is rare and speculative, based on both field observations (HEIDE-JORGENSON & JOHNSEN, 1995; JOHNSEN & HEIDE-JORGENSON, 1995) and laboratory experiments (SONESSON *et al.*, 1995).

The aim of this work is to analyse UV-B and UV-A (320-400 nm) sensitivity of a terricolous lichen (*Cetraria islandica*), under realistic ecological conditions, by using a novel UV selective screening system under natural light. *Cetraria islandica* was choosen as a model because of its wide distribution in terms of its elevational range as well as its variable pigmentation with altitude. Moreover, seven aromatic compounds have already been isolated in this species (CULBERSON, 1969, 1970; CULBERSON *et al.*, 1977).

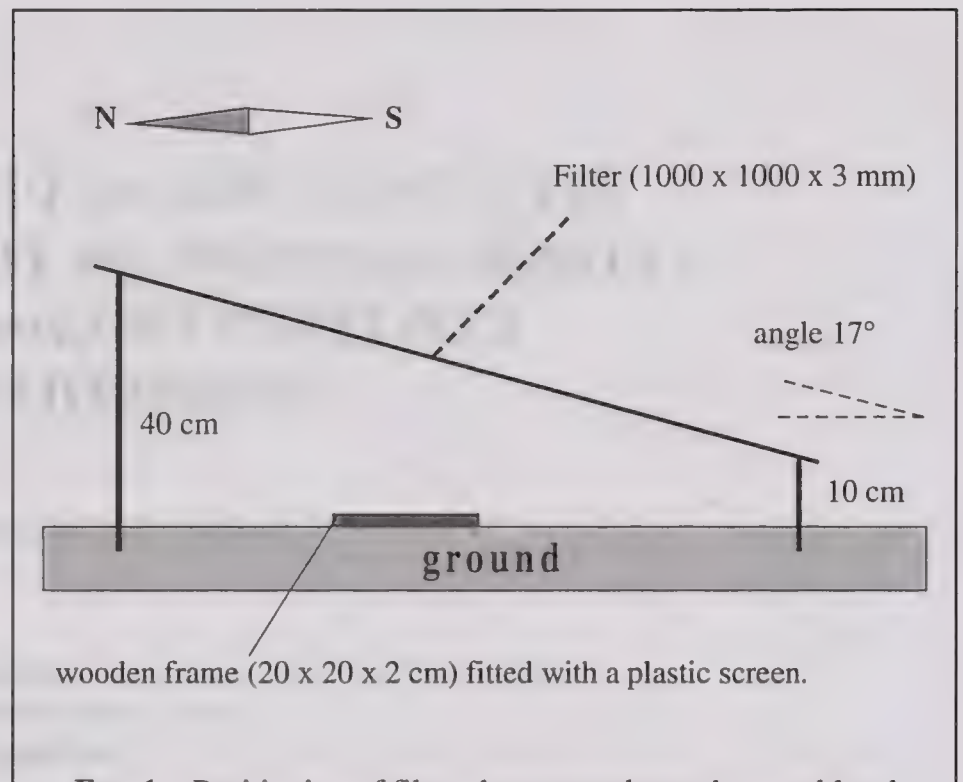


FIG. 1.– Positioning of filter above samples and ground level.

Disposition d'un filtre au dessus du sol et emplacement des échantillons.

MATERIAL AND METHODS

TRANSPLANTS COLLECTION AND GROWTH CONDITIONS

Cetraria islandica mats (20 X 20 X 5 cm) were collected from a low altitude site (Pellafol, Isère, France, 1200 m altitude, North side exposure). After rinsing the lichen mats with water they were placed on a screen (a wooden frame fitted with a plastic netting of narrow-mesh size), and held in place by plastic netting of wide-mesh size. These samples were transplanted to the Lautaret pass (France, Hautes-Alpes, 45° N, 2100 m altitude).

It has been shown that in the dessicated state, both green algal and cyanobacterial lichens are unaffected by high light intensities (ADAMS III *et al.*, 1993). Lichen mats were thus watered three times a day (at 5 h, 13 h and 21 h00 Universal Time = solar time at the Greenwich meridian) for 5 minutes at each time, throughout the duration of the experiment (17/06 to 26/09/95). Wind-breaks were set up in order to protect plants against desiccation and high winds.

UV SELECTIVE SCREENING SYSTEM

The experimental site located at a high altitude site allows to expose samples to a high natural UV level (+ 30% compare to valley). The use of selective filters (UV-B filter, UV-B & A filter), in addition to a Control filter (no UV screening) permit the discrimination of UV-A effects and UV-B effects, as well as breaking away from a possible plate effect (green-house effect). Moreover, the classical contrast South side/North side was added in order to study the screening effect of the direct solar radiation (Visible and UV bands), and to analyse the plate effect. Thus Control filter acted as a control group for UV-B filter and UV-B & A filter, but was an experimental group for South side group. UV-A screening effect was calculated as the difference between UV-B & A effect and UV-B effect. South side group acted as a control group both for Control filter (plate effect) and for North side group (effect of the screening of direct light). Figure 1 shows the screening plate position above the ground.

This experimental method, consisting to work under natural light and using selective filters do not modify the natural Visible light level, thus avoiding to overestimate UV effects through the limitation of photoreactivation mecanisms, an usual side-effect observed in green-house and laboratory experiments. Equally, discriminating between UV-B and UV-A bands avoids an overestimation of UV-B effects by including possible UV-A effects.

Microclimate measurements were undertaken to check for any differences between the control group (no screening) and the experimental group (screening) for each of the spectral band studied. It appears that the differential (experimental/control) average temperature did not exceed 0.2°C, and the differential visible light (400-800 nm) level did not go beyond 10% transmittance. The average green-house effect under the plates did not exceed 0.5°C, and the minimum average visible transmittance was 80%. Plate effect is showed in the results for guidance, it is not a correction factor, since it was similar in the control and the experimental group.

After a 3 months treatment period, samples were collected, dryed in the dark at 20°C for 72 hours, and then stored in a freezer at - 30°C.

DRY WEIGHT CALCULATION

Water loss of samples was measured after samples were kept for 30 minutes in a oven set at 105°C (BACHEREAU, 1993).

Source : MNHN

HPLC ANALYSIS

Phenolic compounds extraction.– A gradual reduction in phenolic compounds concentrations (FEDOSEEV & YAKIMOV, 1960; GOLOJUCH & LAWREY, 1988) has been measured from the tips to the bases of lichen thalli. In view of these findings, analyses were therefore limited to the tips (first 15 mm) of the thalli of *Cetraria islandica*. Fragmented thalli (1-2 mm) were soaked in 100% acetone (50 mg DW/ml), in the dark, for 15 minutes, with continuous stirring. The extract was then filtered on a 0.2 µm membrane.

Chromatographic condition (FEIGE *et al.*, 1993).– RP HPLC (Reversed Phase High Performance Liquid Chromatography) with gradient elution:

- instruments: Dionex 4500i (eluant degas module and gradient pump), Shimadzu SIL-9A Autoinjector, Shimadzu SPD 6A UV detector, software: Shimadzu Workstation Class CR10;
- Spherisorb 5 µm ODS 2 250 * 4.6 mm, at ambient temperature;
- mobile phase: A/Ultra-pure water with 1% Orthophosphoric acid; B/Methanol (HPLC grade);
- gradient profile: linear in 44 min., 30% B to 100% B, then 100% B in isocraty for 18 min.;
- flow rate: 0.7 ml/minute;
- sample size: 150 µl;
- UV detection set at 254 nm;
- analysis time: 62 minutes;
- internal standards: benzoic acid and dioctylphthalate.

STATISTICAL METHODOLOGY

There were 3 independent replicates of each sample group. The results were expressed as the percentage of variation in the experimental groups (screening) as compared to the control groups (no screening). The difference between both groups, for each studied spectral band, was analysed with the non parametric Mann-Whitney test.

RESULTS

VISUAL ANALYSIS OF THALLI COLORATION

Three months after their transplantation, the thalli of *Cetraria islandica* exposed to direct sunlight, demonstrated a visible increase in their pigmentation, while thalli in North side remained brown-green. The thalli under UV filters showed an intermediate coloring.

HPLC (FIG. 2)

The HPLC protocol used permitted to separate 12 molecules. The average content (3 replicates) of all of the phenolic compounds (sum of the height of all 12 peaks) measured was 173 AU (Absorbance Unit at 254 nm)/g DW (total content of the corresponding 20 ml extraction volume).

After 3 months of treatment, "Visible & UV" band screening has induced a statistically-significant 40% decrease in the average concentration of the phenolic compounds pool (n = 12), this effect was significant for 7 molecules with an average of - 46% (not included, 3 molecules sensitive to the plate effect). UV-B & A band screening has induced a 29% decrease in the average concentration, this effect beeing significant for 5 molecules (-39% in average). UV-B band screening has induced a 38% decrease in the average concentration, 8 molecules beeing sensitive with an average effect of -53% (not included, 1 molecule sensitive to the plate effect).

UV-A band screening, as well as the control filter, had no significant effects on the average concentration of the phenolic compounds pool. Yet, a detailed analysis reveal that 3 molecules were sensitive to the plate effect and 1 molecule was sensitive to the UV-A band (not included, 1 molecule sensitive to the plate effect).

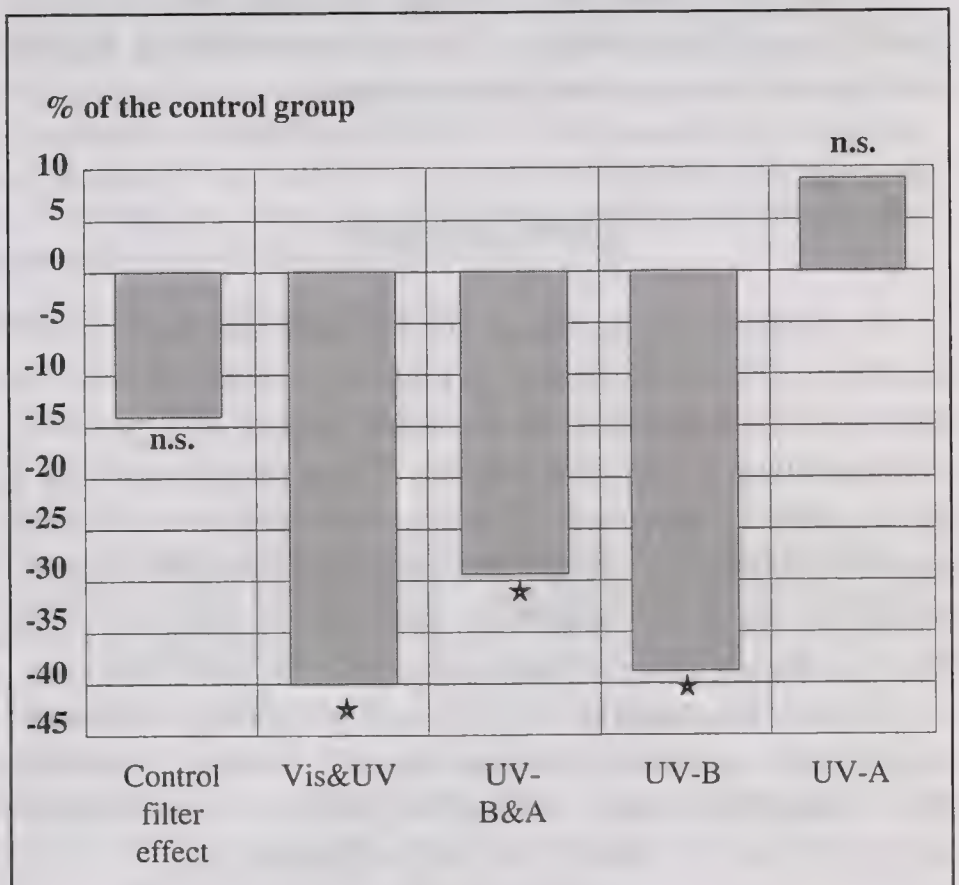


FIG. 2.– Control filter effect (plate effect) and screening effect of each spectral band on the phenolic compounds pool (n = 12) concentration of *Cetraria islandica,* in % of the control group, after 3 month's treatment. * : $p < 0.05$; n.s.: no significant difference between the control group and the experimental group.

Effet du filtre témoin (effet plaque) et effet de la suppression de chaque bande spectrale sur la concentration des composés phénoliques (n = 12) de Cetraria islandica, *en % du lot témoin, après 3 mois de traitement. * : p < 0,05; n.s.: pas de différence significative entre le lot témoin et le lot expérimental.*

Source : MNHN

DISCUSSION

HPLC results were consistent with those of the visual analysis, less-pigmented thalli from North side did have a lower phenolic compounds level compare to South side thalli. The analysis of the various spectral bands studied has clearly demonstrated the stimulation effect of UV-B radiation on the phenolic compounds biosynthesis. These results are consistent even if the values obtained for the UV-B effect vary according to the spectral band. These differences could be explained by the natural variability of pigmentation (GOLOJUCH & LAWREY, 1988), interaction or compensatory mecanisms between some spectral bands, or maybe by a differential plate effect (unlikely because not significant).

It is highly probable that the acetone-soluble compounds analysed account for only a small part of the lichen response to UV-B radiation, because the acetone-insoluble polymerized compounds responsible for the strong increase in pigmentation observed in the field, were not measured by our procedure. The dark thalli, in fact, did not loose their colour following the acetone extraction.

Plate effect analysis showed that the microclimate (background noise) induced by the experimental system had little effects on the studied parameters.

CONCLUSIONS

In addition to expressing the fundamental interest and feasibility of a field experiment, these results demonstrate the effect of UV-B radiation on the concentration of 8 phenolic compounds of *Cetraria islandica*. These results strengthen the hypothesis about the UV-B protective function of lichen aromatic substances. These data should be completed by the identification of the molecules analysed as well as by the study of the acetone-insoluble polymerized compounds.

Plate effect analysis, as well as microclimate measurements realised for each studied spectral band, revealed the high signal/noise ratio, and so the interest, of this experimental system, at least for the studied parameter.

REFERENCES

ADAMS III, W.W., DEMMIG-ADAMS, B. & LANGE, O.L., 1993.– Carotenoid composition and metabolism in green and blue-green algal lichens in the field. *Oecologia,* 94: 576-584.

ANON, B., 1991.– Lichens give ozone warning. *Kew (Autumn)*, 5-6.

BACHEREAU, F., 1993.– *Rôle des lichens dans les cycles biogéochimiques: première étude expérimentale sur les transferts ioniques.* Mémoire de DEA "Ecosystèmes Continentaux Arides, Méditerranéens et Montagnards", Université J. Fourier, Grenoble I, 62 p + annexes.

BLUMTHALER, M. & AMBACH, W., 1990.– Indication of increasing solar ultraviolet-B radiation flux in alpine regions. *Science*, 248: 206-208.

CULBERSON, C.F., 1969.– *Chemical and botanical guide to lichen products*. Chapel Hill, North Carolina, USA, 377 pages.

CULBERSON, C.F., 1970.– Supplement to "chemical and botanical guide to lichen products". *The Bryologist*, 73(2):177-377.

CULBERSON, C.F., CULBERSON, W.L. & JOHNSON, A., 1977.– *Second supplement to "chemical and botanical guide to lichen products"*. The American Bryological and Lichenological Society, St. Louis 400 pages.

FAHSELT, D., 1981.– Lichen products of *Cladonia stellaris* and *C. rangiferina* maintained under artificial conditions. *Lichenologist*, 13(1): 87-91.

FEDOSEEV, K.G. & YAKIMOV, P.A., 1960.– Preparation of usnic acid from lichens. I. A study of condition of chemical leaching of usnic acid from *Cladonia* (lichens). *Farm. Zh. (Leningrad)* 9: 139-149.

FEIGE, G.B., LUMBSCH, H.T., HUNECK, S. & ELIX, J.A., 1993.– A method for the identification of aromatic lichen substances by gradient high performance liquid chromatography. *J. Chromatogr.*, 646: 417-427.

GALLOWAY, D.J., 1992.– Lichens of laguna San Rafael, Parque Nacional " Laguna San Rafael", southern Chile: indicators of environmental change. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 2: 37-45.

GOLOJUCH, S.T. & LAWREY, J.D., 1988.– Quantitative variation in vulpinic and pinastric acids produced by *Tuckermannopsis pinastri* (lichen-forming Ascomycotina, Parmeliaceae). *Amer. J. Bot.*, 75(12): 1871-1875.

HEIDE-JORGENSON, H.S. & JOHNSEN, I., 1995.– Analysis of surface structures of *Cladonia mitis* podetia in historic and recent collections from Greenland. *Can. J. Bot.*, 73: 457-464.

HILL, D.J. & WOOLHOUSE, H.W., 1966.– Aspects of the autoecology of *Xanthoria parietina*. *The Lichenologist*, 3: 207-214.

JOHNSEN, I. & HEIDE-JORGENSON, H.S., 1995.– Indications of UV-B sensitivity in the lichen *Cladonia mitis*. In proceedings of the 1st European Symposium on effects on environmental UV-Radiation, Münich, 27-29 Oct., 1993. Edited by H. BAUER, D.P. HADER & C. NOLAN. Commission of the European Communities, Brüssels. In press.

KAPPEN, L., 1973.– Response to extreme environments. *In*: AHMADJIAN V. & HALE M.E. (eds). *The lichens*. Academic Press, New York, London: 311-380.

KERR, R.A., 1991.– Ozone destruction worses. *Science,* 252: 204.

KERR, R.A., 1992.– Pinatubo fails to deepen the ozone hole. *Science* 258: 395.

MATEOS, J.L., PEDROSA, M.M., MOLINA, M.d.C., PEREIRA, E.C., VICENTE, C. & LEGAZ, M.E., 1993.– Involvement of cytochrome-mediated cyclic AMP in the synthesis and deposition of fumarprotocetraric acid on cortical hyphae of *Cladonia verticillaris*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 31(5): 667-674.

QUILHOT, W., FERNANDEZ, E. & HIDALGO, M.E., 1994.– Photoprotection mechanisms in lichens against UV radiation. *British Lichen Society Bulletin*, 75: 1-5.

RUNDEL, P.W., 1969.– Clinal variation in the production of usnic acid in *Cladonia subtenuis* along light gradients. *The Bryologist*, 72: 40-44.

SONESSON, M., CALLAGHAN, T.V. & BJÖRN, L.O., 1995.– Short-term effects of enhanced UV-B and CO_2 on lichens at different latitudes. *Lichenologist*, 27(6): 547-557.

STEPHENSON, N.L. & RUNDEL, P.W., 1979.– Quantitative variation and the ecological role of vulpinic acid and atranorin in the thallus of *Letharia vulpina* (lichens). *Biochem. Syst. Ecol.*, 7: 263-267.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 271-276

IMPACT OF FOREST INTERVENTIONS ON THE WATER REGIME AND WATER QUALITY OF MOUNTAIN FOREST ECOSYSTEMS IN THE BAVARIAN ALPS*

Rupert BÄUMLER[1,2] & Wolfgang ZECH[1]

[1]*Lehrstuhl für Bodenkunde, Universität Bayreuth, D-95440 Bayreuth, Germany.*
(baeumler@pollux.edv.agrar.tu-muenchen.de)
[1,2]*Present address: Lehrstuhl für Bodenkunde, TU München, D-85350 Freising, Germany.*

SUMMARY
(original scientific paper)

The dynamics of solutes were studied in different compartments of well-buffered mountain forest watersheds with special regard to the effects of a forest cut. The input is characterized by high amounts of precipitation, and high loads of acidity and nitrogen. An almost complete and rapid conversion or buffering of the deposited or internally produced acidity and nitrogen took place in the soils. The main buffering processes are cation exchange and hydrolysis of silicates. This leads to a strong export of alkali and alkaline earth cations, and of Si and bicarbonate. The forest event, where 40% of the trees were removed (selective harvest), causes strong changes in the input situation of the manipulated watershed with a shift to an intermediate position between the open field precipitation/deposition and the throughfall of the control watershed: 1) the concentrations of almost all cations and anions increased in the soil solution due to cessation or reduction of the nutrient uptake by the roots, and to increased mineralization; 2) NH_4 and NO_3 showed the strongest effects. These effects continue up to the receiving stream and output. The changes of the chemical composition in soil solution and runoff return to pre-event conditions one year after the tree cut.

KEY WORDS: Forest intervention - Mountain forest ecosystems - Precipitation - Soil solution - Streamwater .

RÉSUMÉ
(travail original)

EFFET DES INTERVENTIONS SYLVICOLES SUR LE RÉGIME DES EAUX ET LA QUALITÉ DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS DE MONTAGNE DANS LES ALPES BAVAROISES.
La dynamique des éléments solubles a été étudiée dans les différents compartiments des bassins-versants tampons des forêts de montagne après des coupes d'éclaircie. L'intrant est marqué par des quantités élevées de précipitations, d'acidité et d'azote. L'action tampon d'acide et d'azote déposé ou d'origine interne sont sujets à des transformations quasi complètes et rapides dans le sol, débouchant sur de fortes exportations de bases et d'échange de cations de silicates et de bicarbonates. Pour tester l'effet des dépôts, les bassins versants forestiers ont fait l'objet de coupes d'éclaircie de 40 % (en éclaircie sélective). Résultat, les intrants (précipitations/dépôts) des bassins traités témoignent d'un grand changement en comparaison à ceux des bassins témoins : 1) l'arrêt ou la réduction de l'absorption des éléments nutritifs par les racines a conduit à une mobilisation et par conséquent une grande concentration des cations et anions dans la solution du sol ; 2) l'augmentation de la minéralisation d'ammonium et de nitrate a démontré le grand effet de traitement. Cet effet reste sensible après un an, période après laquelle la composition chimique de la solution du sol retourne à l'état initial.

MOTS CLÉS : Interventions sylvicoles - Écosystèmes forestiers de montagne - Apports atmosphériques - Solution du sol - Bassin-versant

INTRODUCTION

Mountain forests fulfil important parts within the total environment of the Alps. Besides the regulation of the water balance, they protect against avalanches and prevent soil erosion and mass movement. Protection of the mountain forests is therefore important to guarantee these manifold functions. The Bavarian Alps, however, are subject to considerable atmospheric pollution and a continual stress by winter and summer tourism, which lead to a continuously increasing loss of natural resources. Just alpine and subalpine ecosystems respond extremely sensitive to natural and/or man-made disturbances. But maintenance and lasting use of the resources is only possible, if the consequences of different kinds of disturbances or interferences are well known or will be realized in time. This is the only

* Manuscrit reçu le 15 août 1996 ; version révisée acceptée pour publiçation le 4 octobre 1997.

Source : MNHN

chance to develop effective steps of precaution, which then can be specifically applied. This was the overall background of an approach to record the interactions between different forms of utilization or disturbances and the stability of these ecosystems, and to evolve concepts of risk assessment and risk minimization.

The aim of the study was to characterize the dynamics of solutes in mountain forest ecosystems, and to study the effects of natural and man-made disasters, or silvicultural interventions, simulated by selective cutting and removal of part of the trees. In addition there are very few informations about the dynamics of solutes of well buffered ecosystems. This study may help to reduce this gap.

MATERIALS AND METHODS

Two adjacent watersheds were selected near Marienstein in the Tegernsee mountains with similar requirements according to area, exposition, inclination, altitude, morphology, geology, soils, and vegetation (BREITSAMETER, 1996) in order to minimize any disturbances or imbalances caused by heterogeneity. The two small S- to SSW-exposed watersheds (WS1 and WS2) are located in extended mountain forests. The area of the watersheds is 4.2 ha (WS1) and 6.3 ha (WS2). The average inclination is 21° and 19°, and the distance between both is of about 350 m. The difference in altitude between the weirs at the foot of the watersheds and the ridges is about 180 m. The ridge is at 1210 m asl (WS1) and 1220 m asl (WS2). During the monitoring period (1990-1993) the annual precipitation varied between 1700 mm (1992) and 2500 mm (1993) with a maximum from June to August and minima in the autumn and winter. Mean annual temperatures are +5-7 °C; mean wind directions are NW-W and SE. Parent materials are Cretaceous series of clayey sediments of different color and thickness interstratified with solid to smooth carbonatic sediments. Above 1200 m asl mica-rich sandstones are present. The bedrock strongly influences topography and soils. The landscape is characterized by rounded mountain tops of 1200-1400 m asl. The soils of the watersheds are often stratified showing redoximorphic (68% of the total area of WS1 and 60% of the total area of WS2) and aquic conditions (30% and 26%) due to the clayey parent material, which make the subsoil and deeper substratum almost completely watertight. Small areas near the ridge are characterized by acid brown-colored Cambisols and Podzols developed from sandstone (2% and 14% of the areas, respectively). Table 1 gives an overview about main chemical properties of typical soil profiles. Soil types, horizon designations and texture abbreviations are according to the German nomenclature (AG BODEN, 1994).

The vegetation is characterized by mixed mountain forests of 74% and 71% *Picea abies*, 15% and 14% *Abies alba*, and 11% and 14% *Fagus sylvatica* at WS1 and WS2.

The input is characterized by the precipitation of water and solutes, and the output by the streamwater export at the weirs installed at the foot of the watersheds. Internal processes were recorded by the chemistry of soil solutions as a connecting link between input and output. To simulate acute disturbances 40% of the growing stock were selectively harvested in October 1992 in one of the watersheds (WS1) with regard to ecologically and silviculturally useful aspects. The stems were removed by a special mobile crane with cable system to avoid soil damages and erosion. Residues remained on the area. The second watershed (WS2) served as control.

TABLE I.– Physical and chemical properties of typical soil profiles.
Propriétés physico-chimiques des sols caractéristiques.

Horizon	Depth (cm)	Corg (g kg^{-1})	Ntot	pH	CEC (mmol kg^{-1})	Exchangeable cations(mmol kg^{-1}) Al	Ca	Fe	K	Mg	Mn	Na	Texture
Braunerde-Pseudogley developed from claystone													
Ah	0-8	68.4	4.6	4.0	308	29.5	195	13.2	4.7	9.3	1.4	1.0	Tl
Sw-Bv	8-25	24.5	1.9	4.9	394	8.3	359	3.5	4.4	7.4	0.2	0.5	Tt
Sdw	25-45	23.2	1.9	5.6	453	3.3	423	2.0	4.5	4.9	—	0.4	Tt
Cv-Sd	45-65	9.9	1.0	6.0	297	1.7	235	0.8	4.3	4.1	—	1.0	Tl
Anmoor-Gley developed from claystone													
Aa	0-9	126	7.4	5.8	394	12.0	389	24.6	3.5	12.5	1.9	0.3	Tu4
Ah-Gro	9-28	88.0	5.2	6.2	669	11.4	490	20.3	3.8	12.3	0.9	1.1	Tu4
Gr	28-64	18.9	1.1	6.7	235	3.1	125	15.7	2.4	3.9	1.3	0.6	Tu4
Braunerde developed from sandstone													
Ah	0-6	49.3	3.3	3.2	428	45.3	—	36.7	1.5	1.0	0.2	0.6	Ls2
Bv	6-21	21.0	1.1	3.7	205	51.1	2.0	7.6	0.4	0.2	—	0.7	Sl4
Cv-Bv	21-42	11.0	0.4	4.2	124	41.3	1.0	1.7	0.3	—	—	—	Sl4
Cv	42-65	4.3	0.3	4.1	55	20.8	2.0	0.4	0.4	—	—	0.5	Sl2

Source : MNHN

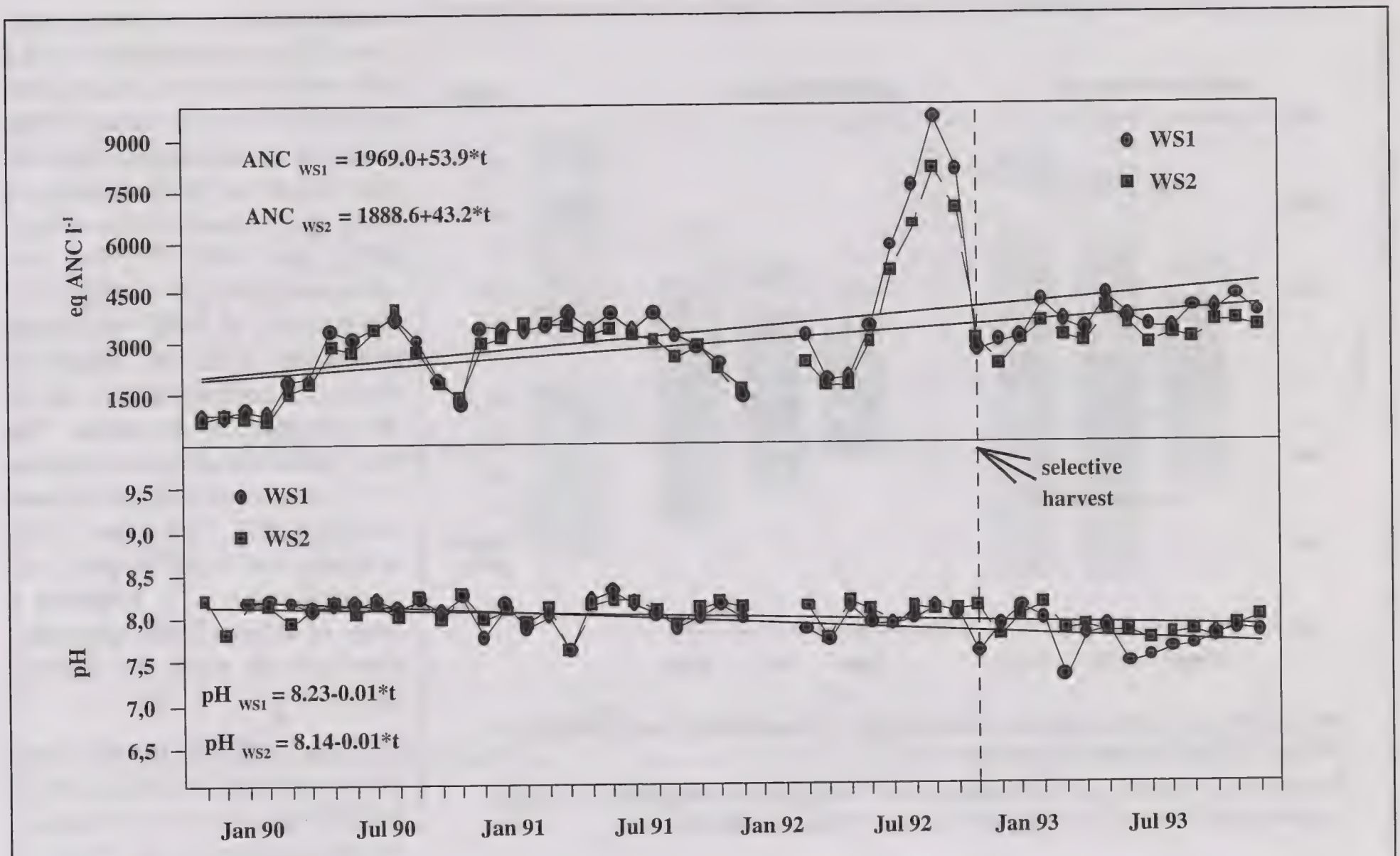


FIG. 1.– Time series of the acid neutalization capacity (ANC; meq l^{-1}) and the pH in the river water of WS1 and WS2 with first order regressions.

Évolution de la capacité de neutralisation des acides (ANC; meq l^{-1}) et du pH de l'eau d'écoulement de WS1 et WS2 calculés par regressions linéaires.

The samples were taken weakly. pH and conductivity were measured directly in the field. The samples were stored at -15 °C and analysed every three months. Cations were measured by atomic absorption, anions and total organic carbon were determined colorimetrically.

RESULTS

The input into the examined ecosystems is characterized by high amounts of precipitation of 2000 mm on average (1990-1993). About 30% of the precipitation are lost by interception in the canopy. The input of sulfur via precipitation (12.1 kg ha^{-1} a^{-1} SO_4-S) is comparatively low, while continuously increasing amounts of acidity (0.38 kg ha^{-1} a^{-1} H) and nitrogen (25.2 kg ha^{-1} a^{-1} NO_3-N + NH_4-N) are deposited. Ions are deposited mainly in the form of dissolved salts. Part of the deposited acidity is buffered in the canopy by ion exchange and by basic dusts which were blown out from the limestone and dolomite mountains nearby, and redeposited at the leaf surfaces.

An almost complete and rapid conversion or buffering of the deposited acidity and nitrogen took place in the soils. Cation exchange and silicate weathering are the main buffering processes, which lead to a strong release of alkali and alkaline earth cations, silicate and bicarbonate. Despite the high N input *Picea abies* and *Abies alba* suffer from N deficiency. This is presumably due to the specific site conditions with a dominance of aquic and aquandic soils, which may cause high losses of gaseous N compounds by denitrification (BÄUMLER *et al.*, 1995).

The output from the watersheds at the weirs forms the integral over the whole ecosystem including all ongoing processes. It is characterized by a strong export of Si, alkali and alkaline earth cations, esp. of Ca^{++}, and HCO_3^-. Deposited and internal produced acidity, nitrogen, and total organic carbon, however, accumulate in the watersheds. The strong changes of the chemical composition of the water on its way passing the ecosystems indicate, that the precipitation water will be stored in the soils and deeper substratum for some time. During precipitation events the rainwater displaces stored water, and pre-event water with a longer-term

Source : MNHN

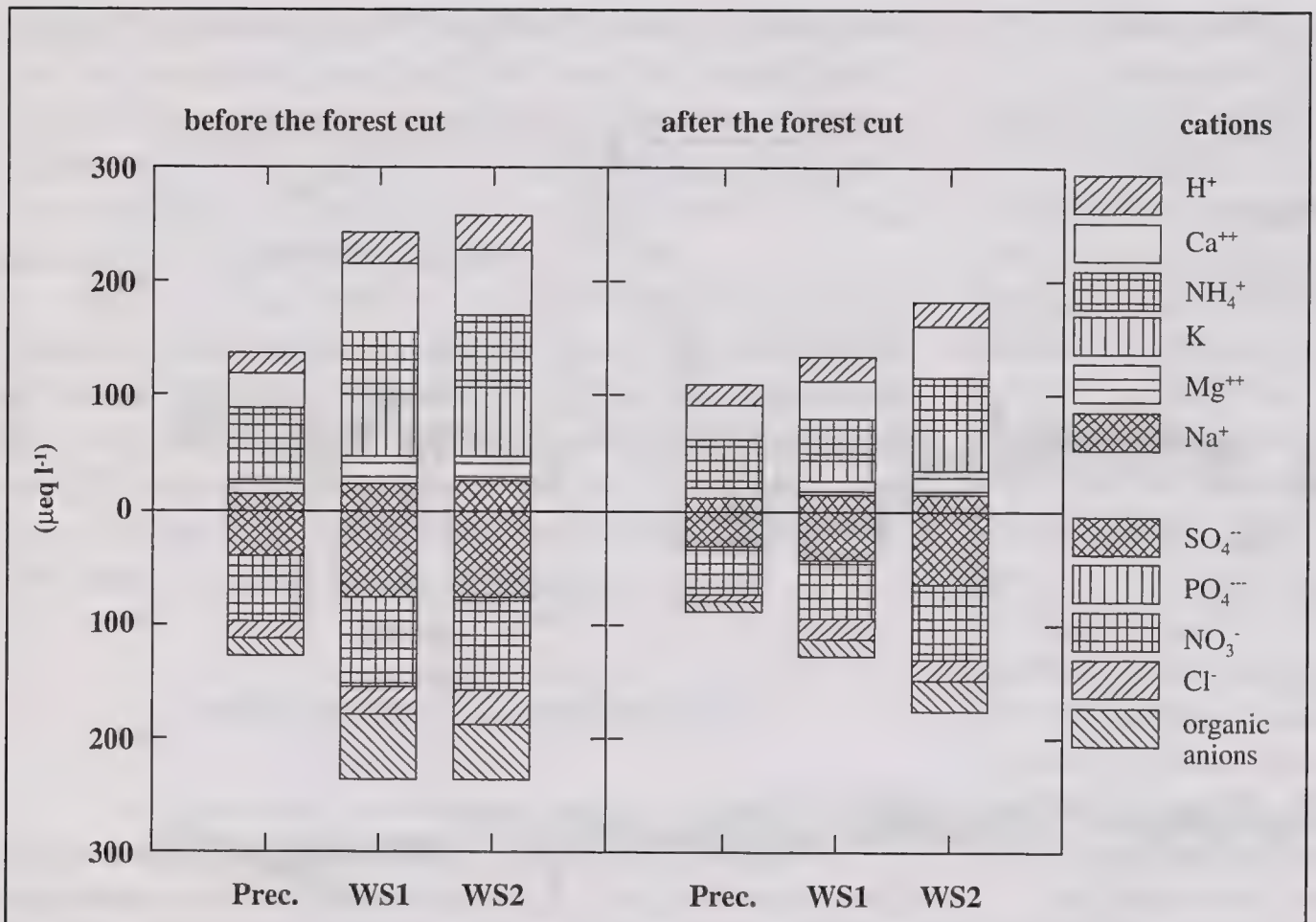


FIG. 2.– Ion equivalents of cations and anions (meq l^{-1}) in precipitation and throughfall of WS1 and WS2 before and after the forest cut.

Équivalents ioniques des cations et anions (meq l^{-1}) dans l'eau de précipitation et les pluviolessivats de WS1 et WS2 avant et après d'intervention du forestier.

contact to the biotic and abiotic soil matrix is exported. In addition the results indicate that part of the deposited and internal produced or accumulated compounds is directly washed into the rivers by interflow. This is shown by the continuous decrease of the pH in the stream flow of both watersheds during the observation period despite of very high buffer capacities of the systems. Simultaneously the acid neutralization capacity increases (FIG. 1). It shows the continuously increasing input of acidity (H^+ and NH_4^+), which is mainly buffered by cation exchange and silicate hydrolysis combined with a strong mobilization of alkali and alkaline earth cations, and silicic acid.

The disturbance due to forest thinning causes strong changes of the deposition pattern of WS1 in comparison to the control (WS2) because of thinning out of the canopy and a reduction of the ongoing processes in it. Interception and deposition rates are reduced up to 45%. The amount and the chemical composition of the throughfall of WS1 takes an intermediate position between open field precipitation and throughfall of WS2 (FIG. 2). Those ions are strongest affected, which are preferentially exchanged and leached from the leaves, e.g. potassium.

Except of silicic acid and sulfate the concentrations of all cations and anions increase in the soil solution after the disturbance compared with the pre-event period and the control area. In contrast the high amount of precipitation (25% above the long-time average) in 1993 after the forest intervention led to a strong dilution of the concentrations in the soil solutions of the control. The reduction of the ion uptake by the roots and an increased mineralization rate in the thinned out areas (over-)compensated these effects. NH_4^+ and NO_3^- showed the strongest effects (FIG. 3). The concentrations of NH_4^+ increased explosively in the soil solution of the topsoil horizons of WS1 due to the reduction of root uptake. The time series indicate an adaptation of the microorganisms on the new situation. NH_4^+ decreases exponentially due to nitrification and immobilization of N. Reaching a stage of saturation the concentrations and the wash out of NO_3^- increase.

The changes of the chemistry of the soil solution continue up to the receiving stream. In comparison to it, however, the effects of the disturbance are levelled in the streamwater by multiple buffer reactions. The runoff increased by 15% in WS1 due to the reduction of interception and transpiration compared with WS2. Increased rates of mineralization and an increased load of acidity cause an incline of the concentrations and of the solution loads in the output of WS1. In comparison the output from WS2 is characterized by an increase of the discharge in combination with a strong dilution of the solutes due to the high amount of precipitation after the forest event. Even in the stream flow NH_4^+ shows the strongest changes. In contrast to the soil solution, however, the concentrations increase gradually with a maximum in September 1993, 11 months after the disturbance. This is presumably due to the release of NH_4^+ from the necrotizing roots of the cut down trees in deeper soil horizons. And part of it seems to be washed out directly into the receiving streams via interflow.

The changes in the chemical composition of both the soil solution and the runoff return to pre-event conditions one year after the disturbance.

CONCLUSIONS

Reviewing the literature few informations exist about watersheds characterized by low atmospheric pollution or high buffer capacities (MARTIN & HARR 1988; STOTTLEMYER & TROENDLE, 1993). Almost all ecosystem

Source : MNHN

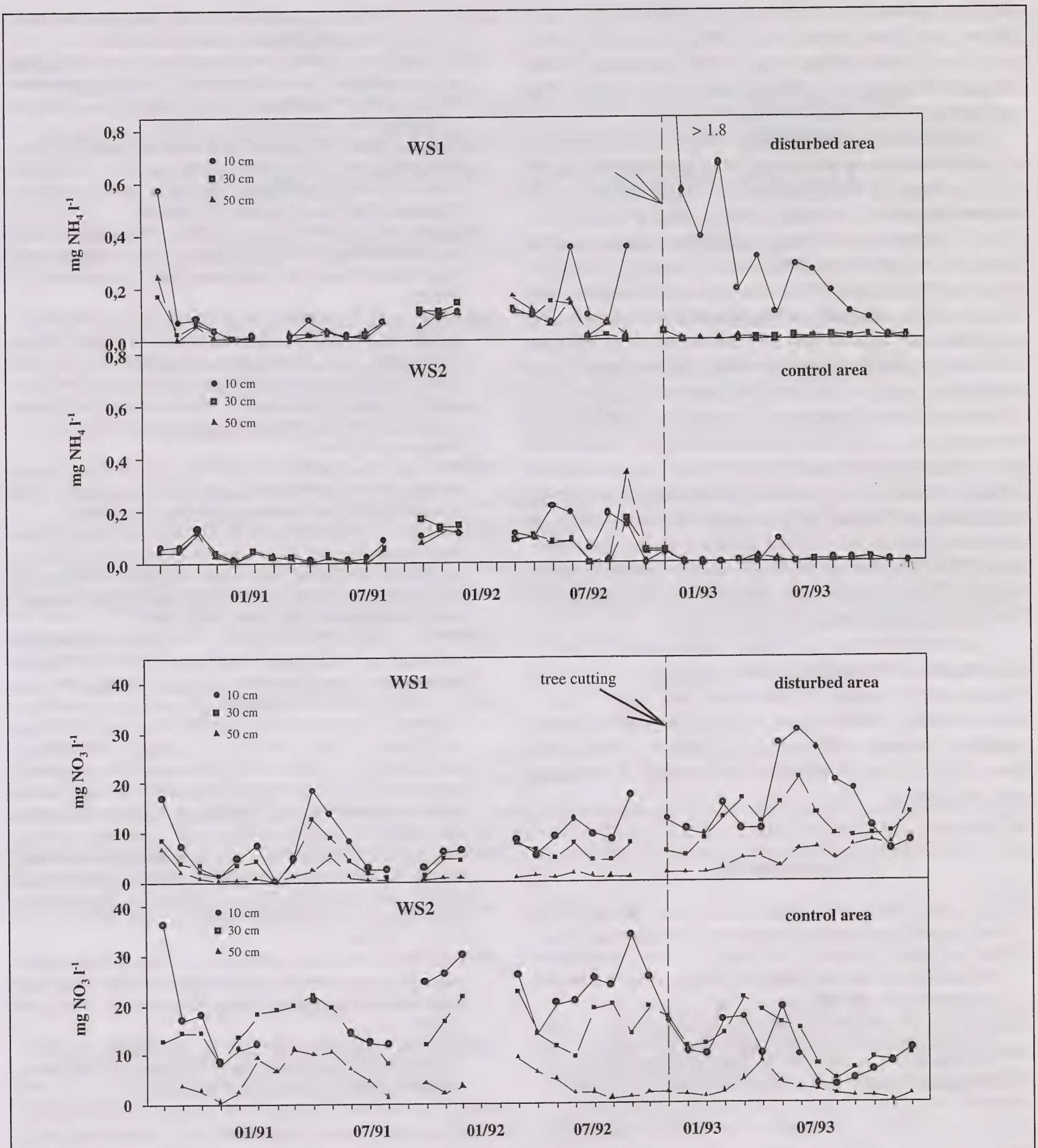


FIG. 3.– Time series of the mean concentrations of NH_4^+ and NO_3^- in the soil solutions at a depth of 10, 30, and 50 cm of WS1 and WS2 before and after the forest cut.

Évolution des concentrations moyennes de NH_4^+ and NO_3^- dans la solution du sol de WS1 et WS2 aux profondeurs de 10, 30 et 50 cm, avant et après d'intervention du forestier.

Source : MNHN

studies are carried out in acidic or acid sensitive ecosystems (BARON, 1991; WIKLANDER *et al.,* 1991; AVILA *et al.,* 1992; NEAL *et al.,* 1992; PROBST *et al.,* 1992; COOK *et al.,* 1994; DAHLGREN & DRISCOLL, 1994; FARRELL *et al.,* 1994). The present results contribute to reduce this gap.

The results show that the soils of the study areas are able to rapidly compensate the atmospheric load (esp. of NH_4-N) and the export of alkali and alkaline earth cations at the moment despite of an already existing topsoil acidification (TAB. I). Natural or man-made disturbances cause marked changes in the chemistry of the aqueous phases. The magnitude, however, depends from the pre-event situation and from the buffer capacity of the affected ecosystems. The results indicate, that the way and the extend of the silvicultural intervention is acceptable with regard to ecological and silvicultural aspects. The acute effects were compensated within the following year due to the high buffer capacity of the study area. In acidic or acid sensitive ecosystems and seen in the long term, however, it will lead to a destabilization of mountain forests, to a strong and lasting or permanent mobilization of organic and inorganic pollutants, and to an increasing load of the surface waters draining the watersheds. This was already shown in other mountain areas of southern Germany with acidic and acid sensitive properties (FEGER *et al.,* 1990; HOFMANN *et al.,* 1994).

Landslides or mass movement did not occur despite the high amount of precipitation in the year after the event and despite the changes of the water regime in WS1. Disturbances of greater extent, however, may cause severe landslides because of the geological lability of the Flysch zone, and a strong mobilization and export of nitrate or other pollutants.

REFERENCES

AG BODEN, 1994.– *Bodenkundliche Kartieranleitung.* E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Hannover, 392 p.

AVILA, A., PIÑOL, J., RODÀ, F. & NEAL, C., 1992.– Storm solute behaviour in a montane Mediterranean forested catchment. *J. Hydrol.*, 140 : 143-161.

BÄUMLER, R., GOERTTLER, T. & ZECH, W., 1995.– Nährelement- und Schwermetallgehalte in den Nadeln von Fichten und Tannen eines Bergmischwaldes auf Flysch (Tegernseer Alpen). *Forstw. Cbl.*, 114: 30-39.

BARON, J., 1991.– *Biogeochemistry of a subalpine ecosystem.* Ecological Studies 90, Springer Verlag, New York.

BREITSAMETER, J., 1996.– *Untersuchungen zum Feststoffaustrag aus unterschiedlich dicht bewaldeten Kleineinzugsgebieten im Flysch und in den Kalkalpen der Tegernseer Berge.* Forstliche Forschungsberichte München, 157: 155 p.

COOK, R.B., ELWOOD, J.W., TURNER, R.R., BOGLE, M.A., MULHOLLAND, P.J. & PALUMBO, A.V., 1994.– Acid-base chemistry of high-elevation streams in the Great Smoky Mountains. *Water, Air, Soil Poll.,* 72: 331-356.

DAHLGREN, R.A. & DRISCOLL, C.T., 1994.– The effects of whole-tree clear-cutting on soil processes at the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire, USA. *Plant and Soil*, 158: 239-262.

FARRELL, E.P., CUMMINS, T., COLLINS, J.F., BEIER, C., BLANCK, K., BREDEMEIER, M., DE VISSER, P.H.B., KREUTZER, K., RASMUSSEN, L., ROTHE, A. & STEINBERG, N., 1994.– A comparison of sites of the EXMAN project, with respect to atmospheric deposition and the chemical composition of the soil solution and foliage. *Forest Ecol. Managem.,* 68: 3-14.

FEGER, K.H., BRAHMER, G. & ZÖTTL, H.W., 1990.– Element budgets of two contrasting catchments in the black forest (Federal Republik of Germany). *J. Hydrol.*, 116: 85-99.

HOFMANN, C., FÖRSTER, H. & REHFUESS, K.-E., 1994.– *Bodenkundliche und hydrologische Untersuchungen in den Hochlagen des inneren Bayerischen Waldes - Ein Beitrag zur Aufklärung der montanen Vergilbung von Fichtenbeständen.* Forstl. Forschungsber. München, 139: 258 p.

MARTIN, C.W. & HARR, R.D., 1988.– Precipitation and streamwater chemistry from undisturbed watersheds in the Cascade Mountains of Oregon. *Water, Air, Soil Poll.*, 42: 203-219.

NEAL, C., REYNOLDS, B., SMITH, C.J., HILL, S., NEAL, M., CONWAY, T., RYLAND, G.P., JEFFREY, H.A., ROBSON, A.J. & FISHER, R., 1992.– The impact of conifer harvesting on stream water, pH, alkalinity and aluminium concentrations for the British uplands: an example for an acidic and acid sensitive catchment in mid-Wales. T*he Science of the Total Environment*, 126: 75-87.

PROBST, A., VIVILLE, D., FRITZ, B., AMBROISE, B. & DAMMBRINE, E., 1992.– Hydrochemical budgets of a small forested granitic catchment exposed to acid deposition: the strengbach catchment case study (Vosges Massif, France). *Water, Air, Soil Poll.*, 62: 337-347.

STOTTLEMYER, R. & TROENDLE, C.A., 1993.– Nutrient concentration patterns in streams draining alpine and subalpine catchments, Fraser Experimental Forest, Colorado. *J. Hydrol.,* 140: 179-208.

WIKLANDER, G., NORDLANDER, G. & ANDERSSON, R., 1991.– Leaching of nitrogen from a forest catchment at Söderåsen in southern Sweden. *Water, Air, Soil Poll.,* 54: 263-282.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 277-282

PINUS CEMBRA ET INCENDIES PENDANT L'HOLOCÈNE, 300 m AU-DESSUS DE LA LIMITE ACTUELLE DES ARBRES DANS LE MASSIF DE LA VANOISE (ALPES DU NORD-OUEST)*

Christopher CARCAILLET[(1)(2)], Brigitte TALON[(1)(3)] & Marcel BARBERO[(1)]

[(1)] *Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie (CNRS ERS 6100), Université d'Aix-Marseille III, case 461, FST Saint-Jérôme, F-13397 Marseille Cedex 20, France.*

[(2)] *Nouvelle adresse : Laboratoire de Paléoécologie et de Paléobiogéographie, Département de Géographie, Université de Montréal, CP 6128 succ. "Centre Ville", Montréal (Qc), Canada H3C 3J7. (carcailc@magellan.montreal.ca)*

[(3)] Nouvelle adresse : *Centre d'Études Nordiques, Université Laval, Sainte-Foy (Qc), Canada G1K 7P4.*

SUMMARY
(original scientific paper)

PINUS CEMBRA *AND FIRES DURING THE HOLOCENE, 300 M ABOVE THE CURRENT UPPER TREE-LINE WITHIN THE VANOISE MASSIF (NORTH-WESTERN ALPS).* *Within Vanoise massif, the taxinomic identification and the dating of subfossil charcoal fragments buried in soil show that* Pinus cembra *occurred between 4300 and 3100 years BP, between 2100 and 2700 m a.s.l., i.e. c. 300 m above the current upper tree-line. The high altitude ligneous vegetation probably should be a tree-island mosaic on an herbs matrix. These results provide new perspectives for the reconstruction on the spatial organisation of the upper treeline.*

KEY WORDS : Paleoecology - Pedoanthracology - Upper tree-line - AMS ^{14}C dating - Fire - Alps.

RÉSUMÉ
(travail original)

En Vanoise, l'identification taxinomique et la datation au ^{14}C des charbons de bois subfossiles enfouis dans les sols montrent que Pinus cembra *poussait, de 4300 à 3100 ans BP, entre 2100 et 2700 m d'altitude, soit au moins 300 m au-dessus de sa limite actuelle. La zone supra-forestière ligneuse était probablement une mosaïque d'îlots forestiers sur une matrice herbacée. Ces résultats conduisent à reconsidérer l'organisation spatiale de la limite naturelle des arbres.*

MOTS CLÉS : Paléoécologie - Pédoanthracologie - Limite supérieure des arbres - Datations au ^{14}C par AMS - Feux - Alpes.

INTRODUCTION

La précision imposée par l'étude de l'organisation spatiale de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocène implique de mettre en œuvre une méthode et des outils permettant d'exploiter de nombreux gisements paléoenvironnementaux de macro-restes végétaux dans un espace très restreint. Les sols sont des gisements qui offrent des perspectives d'échantillonnage de grande précision spatiale. Dans les Alpes, les sols naturels contiennent des charbons de bois, identifiables taxinomiquement et datables au ^{14}C. L'étude de ces charbons de bois s'appelle la pédoanthracologie (THINON, 1978).

L'objectif de cet article consiste à fournir des indications sur la limite supérieure des arbres sur le versant sud du Massif de la Vanoise (Savoie, France) à l'aide d'un échantillonnage pédoanthracologique de grande précision spatiale.

Les deux sites-ateliers choisis, Saint-Michel-de-Maurienne (45°15'N ; 6°30'E) et Aussois (45°15'N ; 6°45'E), distants d'une dizaine de kilomètres l'un de l'autre, se situent dans la haute vallée de la Maurienne. Dans cette vallée, les communautés boisées à la limite supérieure des arbres sont principalement dominées par *Pinus cembra* sur sols neutres ou acides et par *Pinus uncinata* sur sols carbonatés. La limite supérieure de l'espèce la plus alticole, *Pinus cembra*, se situe à 2400 m d'altitude (BARTOLI, 1966).

* Manuscrit reçu le 29 septembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 19 septembre 1997.

Source : MNHN

OUTILS ET MÉTHODES

Les prélèvements ont été échantillonnés le long d'un gradient altitudinal permettant d'étudier la réponse des communautés et des populations à cette variable (CARCAILLET, 1997). Entre 2 100 et 2 700 m. d'altitude, cinq prélèvements ont été échantillonnés à Aussois, (Aussois 6 à 10) et dix à Saint-Michel-de-Maurienne (Maur 1, 2, 3, 5, 9 à 12). Le relief abrupt et rocheux et la raréfaction des sols sous pelouse, au-dessus de 2 700 m, ne permettent pas d'échantillonner à plus haute altitude.

L'échantillonnage du sol s'effectue à l'aide d'une fosse permettant une vision globale de l'horizonation, ce dernier considéré ici comme un gisement paléoécologique et non comme le substrat de la végétation (THINON, 1992). Le sol est prélevé à raison de 10-12 litres de matériaux décompactés par environ 20 cm de profondeur de sol (CARCAILLET & THINON, 1996). Bien que l'échantillonnage ait été effectué par couche de sol, aucune stratification réelle de charbons n'a pu être mise en évidence aux altitudes supérieures à 2000 m (CARCAILLET, 1996 ; CARCAILLET & TALON, 1996). Les prélèvements Maur 1, 2, 3, 5, 9 à 12 et Aussois 6 à 10 ont été réalisés dans des stations mésiques à xériques dont les sols, bruns acides à structure rhyzogène et horizon humifère épais, sont profonds de 50 à 120 cm. L'extraction des fragments de charbons de bois s'effectue selon le principe de flottation avec ou sans courant ascendant selon que les charbons sont ou non enrobés d'une gangue d'argile et de limon augmentant leur densité par rapport à l'eau (CARCAILLET & THINON, 1996). Le tri des charbons s'effectue sous loupe binoculaire. Quant à l'identification, elle est obtenue à l'aide d'un microscope épiscopique à contraste interférentiel (x200, x500, x1000), par comparaison des charbons subfossiles avec du bois carbonisé de collections de référence et avec les descriptions anatomiques des bois et charbons de bois (GREGUSS, 1959 ; JACQUIOT, 1955 ; JACQUIOT *et al.*, 1973 ; SCHWEINGRUBER, 1978, 1990 ; QUEIROZ & VAN DER BURGH, 1989 ; ANAGMOST *et al.*, 1994 ; TALON, 1997).

TABLEAU I.– Composition des assemblages pédoanthracologiques de Saint- Michel-de-Maurienne et d'Aussois (sud du massif de la Vanoise, Savoie, France). Données simplifiées.

Taxinomic composition of pedoanthracological assemblages from Saint-Michel-de-Maurienne and Aussois (Southern slopes of the Vanoise massif, Savoy, France). Simplified data.

	LIGNEUX HAUTS								LIGNEUX BAS						
Profils et altitudes	*Pinus cembra*	*Pinus sylvestris /uncinata*	*cf. Larix decidua*	*Acer cf. pseudoplatanus*	*Betula sp.*	*Sambucus racemosa*	*Salix sp.*	*Rosaceae maloideae*	*Juniperus sp.*	*Arctostaphylos uva-ursi*	*Erica herbacea*	*Vaccinium cf. myrtillus*	*Vaccinium cf. vitis-idaea*	*Vaccinium sp.*	*Ericaceae*
Maur 5 (2660 m)	X														
Maur 9 (2580 m)	X														X
Maur 10 (2510 m)	X		X											X	X
Aussois 10 (2500 m)								X							
Aussois 9 (2480 m)	X		X							X					X
Maur 11 (2450 m)	X								X					X	X
Maur 12 (2400 m)	X								X	X		X	X		X
Aussois 8 (2380 m)	X		X												X
Maur 1 (2360 m)	X			X	X	X			X			X			X
Maur 2 (2350 m)	X														
Aussois 7 (2340 m)	X	X					X			X	X				X
Maur 3 (2180 M)	X							X							X
Aussois 6 (2180 m)	X	X	X							X	X				X
Taux de présence	0,9	0,2	0,3	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,2	0,2	0,2	0.2	0,8

Source : MNHN

TABLEAU II.– Datations au ^{14}C par AMS de charbons des profils de sols d'Aussois et de Saint-Michel-de-Maurienne entre 2180-2660 m d'altitude (Savoie, France). Les * signalent les mesures qui correspondent aux dates d'incendies.

*AMS ^{14}C datings of soil wood charcoal from Aussois and Saint-Michel-de-Maurienne between 2180 and 2660 m a.s.l. (Savoy, France). The * show measurements corresponding to the fires dates.*

PROFILS NIVEAUX ALTITUDES	MATÉRIEL ANTHRACOLOGIQUE DATÉ	AGE AU RADIOCARBONE (ANNÉES BP)	CODE DE L'ÉCHANTILLON
Aussois 6C (2 180 m)	Angiosperme indéterminé	2 330±110	AA-20470
Aussois 6B (2 180 m)	*Erica herbacea*	3 170±115 *	AA-20469
Aussois 7A (2 340 m)	*Pinus sylvestris/uncinata*	3 340±65 *	AA-20472
Aussois 8A (2 380 m)	*Pinus cembra*	3 605±65	AA-20473
Aussois 7A (2 340 m)	*Arctostaphyllos uva-ursi*	3 845±75	AA-20471
Aussois 8C (2 380 m)	*Pinus cembra*	4 175±105	AA-20474
Maur 12C (2 400 m)	*Pinus cembra*	3 245±80 *	AA-19119
Maur 11A (2 450 m)	*Pinus cembra*	3 280±80	AA-19117
Maur 1A (2 360 m)	*Pinus cembra*	3 415±85	AA-12483
Maur 10A (2 510 m)	*Pinus cembra*	3 680±95	AA-19116
Maur 1C (2 360 m)	*Pinus cembra*	3 745±75	AA-12484
Maur 9A (2 580 m)	Ecorce (taxon non-identifiable)	5 115±245 *	AA-19115
Maur 12A (2 400 m)	*Arctostaphylos uva-ursi*	6 715±95 *	AA-19118

L'abondance probable d'un taxon durant une phase donnée de l'Holocène s'exprime par le taux de présence correspondant au rapport entre le nombre de prélèvements contenant un taxon donné et le nombre de prélèvements productifs en charbons. Un taxon dont le taux de présence est proche ou supérieur à 0,8, est considéré comme fréquent (CARCAILLET, 1996).

RÉSULTATS

COMPOSITION DES ASSEMBLAGES ANTHRACOLOGIQUES

Les profils Maur 1, 2, 3, 5, 9 à 12 et Aussois 6 à 10 contiennent des charbons de bois (TAB. I). *Pinus cembra* est le taxon le plus fréquent : son taux de présence calculé en fonction du nombre de relevés effectués est de 0,9. Les autres taxons potentiellement arborescents sont représentés par cf. *Larix* (2 180 à 2 510 m), *Pinus sylvestris/uncinata* (2 180 et 2 340 m), *Acer* cf. *pseudoplatanus*, *Betula* sp. et *Sambucus racemosa* (2 360 m). Les autres taxons identifiés sont des espèces des landes alpines : *Juniperus* sp. et Ericaceae (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Erica herbacea*, *Vaccinium* cf. *myrtillus*, *V.* cf. *vitis-idaea*). Le taux de présence des taxons des landes alpines est de 0,8, c'est-à-dire aussi élevé que *Pinus cembra*. Mais considéré séparément, chacun des taxons possède un faible taux de présence (TAB. I). Les petits ligneux étaient aussi fréquents que *Pinus cembra*, mais leurs faibles taux de présence suggèrent une distribution en mosaïque de taches composées d'une ou deux espèces.

DATATIONS AU ^{14}C PAR AMS

À Saint-Michel-de-Maurienne, sept datations au ^{14}C par AMS ont été mesurées sur des fragments de charbons provenant de cinq des huit profils (TAB. II). Les datations permettent de caractériser deux phases de végétation. La première remonte à l'Atlantique : 6 715±95 et 5 115±245 BP. Ces dates ont été obtenues à partir de fragments d'*Arctostaphylos uva-ursi* et d'écorce. La seconde phase est circonscrite par cinq datations : 3 745±75, 3 680±95, 3 415±85, 3 280±80 et 3 245±80 BP pendant le Subboréal. La phase 3800-3200 ans BP semble la principale phase d'incendies de végétaux potentiellement arborescents, dont *Pinus cembra*, à Saint-Michel-de-Maurienne entre 2 100 et 2 700 m. d'altitude.

À Aussois, aucune date n'est antérieure à 4 300 ans BP, ni postérieure à 2 200 ans BP (Tableau II). La période des incendies sur ce site est un peu plus tardive qu'à Saint-Michel-de-Maurienne. Comme précédemment, une phase majeure d'incendies peut être reconnue et circonscrite par les dates de 4 175±105, 3 845±75, 3 605±65, 3 340±65 et 3 170±115 BP. Les feux ayant affecté les communautés boisées d'altitude d'Aussois se sont essentiellement déclenchés entre 4 300 et 3 100 ans BP.

Source : MNHN

DISCUSSION ET CONCLUSION

COMPARAISON AVEC LES AUTRES ÉTUDES PALÉOBOTANIQUES

Nos résultats pédoanthracologiques positionnent la limite des arbres au moins à 2 660 m entre 4 300 et 3 000 ans BP, soit environ 300 m au-dessus de la limite actuelle des arbres. C'est une donnée nouvelle pour les Alpes du nord-ouest (WEGMÜLLER, 1977 ; PONEL *et al.*, 1992 ; DAVID, 1993, 1995 ; TESSIER *et al.*, 1993 ; BRUGIAPAGLIA & BARBERO, 1994 ; BURGA, 1995). Ces travaux paléoécologiques se caractérisent par l'étude de données paléobotaniques conservées dans des lacs ou des tourbières contrairement aux données pédoanthracologiques provenant de stations mésiques toujours éloignées des zones humides et des bords de torrents. Seuls, TESSIER et coll. (1993) offrent un scénario de changement de la limite supérieure des arbres fondé pour partie sur des données de charbons de bois provenant de sols ; malheureusement aucune date absolue n'a été obtenue pour ces charbons de bois qui, de surcroît, proviennent tous d'altitudes inférieures à 2 200 m. Dans les massifs limitrophes de la vallée de la Maurienne, les données palynologiques laissent envisager une baisse de la limite des arbres, depuis le Subboréal, d'au plus 100 m par rapport à la période actuelle (WEGMÜLLER, 1977 ; DAVID, 1993).

Les données de Maurienne ne sont pas strictement singulières dans l'arc alpin. En effet, TALON et coll. (1998) ont démontré la présence généralisée de charbons de bois de *Pinus cembra* et de *Larix decidua* dans les sols de l'étage alpin des principaux massifs des Alpes du Sud, jusqu'à 2 900 m d'altitude ; ceci permet de réajuster les interprétations fondées sur des analyses palynologiques (BEAULIEU, 1977 ; WEGMÜLLER, 1977) concernant la limite supérieure des arbres dans les Alpes du Sud.

Il semble que, dans les Alpes, à des altitudes aussi élevées que 2600 ou 2 700 m, il n'existe pas de modèle vivant de communautés composées de taxons potentiellement arborescents. De même, aucune étude paléoécologique menée dans les Alpes, hormis celle de TALON et coll. (1998), n'a permis de signaler, par la présence de restes végétaux, une différence altitudinale aussi importante et systématique par rapport aux études palynologiques. À l'instar de KULLMAN (1995, 1996) apportant la preuve à l'aide de macro-restes de troncs datés au ^{14}C que les analyses palynologiques ont manifestement sous-estimé de près de 5 000 BP la présence de boisements de *Picea abies* en Suède centrale, nous montrons que les analyses palynologiques ne sont pas toujours en mesure de signaler la présence de populations d'arbres en situation de limite altitudinale de croissance. Nos conclusions corroborent ainsi celles de PAYETTE & GAGNON (1985), KULLMAN (1996) et de JACKSON et coll. (1997) quant à la plus grande précision spatiale apportée par les analyses macrofossiles, dont l'analyse pédoanthracologique, *versus* les analyses microfossiles, dont l'analyse sporo-pollinique. Pour expliquer ces différences, considérons les points suivants :

1) Dans les zones humides, les conditions de croissance pendant la période végétative sont défavorables en raison du contexte réducteur du substrat et de l'inertie thermique de l'eau par rapport à celle de l'air. Ainsi en haute altitude, les végétaux ligneux n'ont probablement pas ou mal colonisé les zones et stations humides et sont restés confinés aux stations sur sols mésiques et xériques.

2) En outre, nous savons que les arbres soumis à un contexte climatique extrême peuvent croître et se reproduire par voie végétative sans pour autant investir de l'énergie dans la voie sexuée et notamment dans la production pollinique (TRANQUILINI, 1979 ; OZENDA, 1985 ; ARQUILLIERE, 1986 ; KULLMAN, 1992). Ces espèces, potentiellement arborescentes, présentent fréquemment dans ce contexte extrême un port prostré favorisant la multiplication végétative. S'il n'y a pas de production pollinique par des arbres en place, l'analyse palynologique est incapable de démontrer leur présence.

Ainsi, nous formulons l'hypothèse que les communautés ligneuses dont on garde des traces sous forme de charbons contenus dans les sols au-dessus de la limite actuelle des arbres n'existent plus en terme de physionomie, de fonctionnement et d'organisation spatiale vis-à-vis des structures physiques du milieu.

SCÉNARIO D'UNE ZONE SUPRA-FORESTIÈRE LIGNEUSE EN VANOISE-MAURIENNE

En confrontant les données pédoanthracologiques de Saint-Michel-de-Maurienne aux données palynologiques de la même vallée, nous proposons que :

• Des taxons potentiellement arborescents (*Pinus cembra*, *Pinus uncinata*, *Larix decidua*) ont occupé un étage de plusieurs centaines de mètres d'amplitude (minimum 300 m) au-dessus de la limite actuelle des arbres. La zone supra-forestière était constituée d'une matrice herbacée, parfaitement enregistrée par les analyses palynologiques, et colonisée par des arbres isolés ou des taches de communautés ligneuses d'espèces potentiellement arborescentes ("îlots forestiers" *sensu* HOLTMEIER & BROLL, 1992) composées principalement de *Pinus cembra*, d'Ericaceae et de *Juniperus*. Ces îlots forestiers poussaient dans des stations aux sols bien drainés.

• Les incendies entre 4 300 et 3 100 ans BP et le pâturage exercé par les troupeaux domestiques depuis lors n'ont pas permis le renouvellement de la zone supra-forestière ligneuse. En outre, s'il existe une péjoration climatique à long terme depuis plusieurs millénaires, celle-ci est large-

Source : MNHN

ment masquée à la limite supérieure des arbres par les conséquences des incendies et du pâturage depuis 4000 ans BP.

• Les zones humides à ces altitudes enregistrent d'une part le pollen des arbres producteurs de plus basse altitude et d'autre part le pollen de la matrice herbacée et des chamaephytes proches des tourbières. La disposition en tache des communautés ligneuses de la zone supra-forestière sur les stations bien drainées peut difficilement être révélée uniquement à l'aide d'analyses palynologiques.

L'analyse des différences d'enregistrements paléobotaniques entre palynologie et pédoanthracologie, loin d'opposer les deux approches, permet de mieux circonscrire notre perception du fonctionnement des communautés ligneuses de hautes altitudes au cours de l'Holocène. Les études pédoanthracologiques permettent d'estimer la limite supérieure des arbres brûlés alors que la palynologie permet d'évaluer les variations de la limite des arbres producteurs de pollen.

REMERCIEMENTS

Cette étude a pu être menée grâce au soutien financier du CNRS et du Ministère de l'Environnement (France) : programmes DRAEI 93019 et DGAD 95227. Les datations ont été réalisées à Tucson au "NSF Arizona AMS Laboratory" (USA).

BIBLIOGRAPHIE

ANAGMOST, S. E., MEYER, R. W. & ZEEUW, C. DE, 1994.– Confirmation and significance of Bartholin's method for the identification of the the wood of *Picea* and *Larix*. *IAWA Journal*, 15(2) : 171-184.

ARQUILLIERE, S., 1986.– Morphologie, croissance, reproduction végétative de l'épicea (*Picea abies* (L.) Karst.) dans une zone de combat subalpine, massif du Taillefer, Alpes dauphinoises. Thèse de Doctorat, Université Scientifique et Médicale de Grenoble (France) : 265 p.

BARTOLI, C., 1966.– Etude écologique sur les associations végétales forestières de la Haute Maurienne. *Ann. Sci. For.*, 23 : 432-761.

BEAULIEU, J.-L. DE, 1977.– *Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III : 358p.

BRUGIAPAGLIA, E. & BARBERO, M., 1994.– Variation de la limite subalpin/alpin depuis la période Atlantique sur le plateau du Taillefer (Isère, France). *Écologie*, 25(3) : 157-172.

BURGA, C. A., 1995.– Végétation et paléoclimatologie de l'Holocène moyen d'une ancienne tourbière située au front du glacier du Rutor, 2510 m (Vallée d'Aoste, Italie). *Revue de Géographie Alpine*, 83(1) : 9-16.

CARCAILLET, C., 1996.– *Évolution de l'organisation spatiale des communautés végétales d'altitude depuis 7000 BP dans la vallée de la Maurienne (Alpes de Savoie, France) : une analyse pédoanthracologique*. Thèse de Doctorat en Sciences, Université d'Aix-Marseille III : 171 p.

CARCAILLET, C., 1997.– Évolution de la structure du paysage pendant l'Holocène dans la vallée de la Maurienne (Alpes du nord-ouest) : présentation d'un programme de paléoécologie du paysage. *Ecologia Mediterranea*, 23 (1/2) : 131-143.

CARCAILLET, C. & TALON, B., 1996.– Stratigraphie et datations de charbons de bois dans les Alpes : quelques aspects taphonomiques. *Géographie physique et Quaternaire*, 50(2) : 233-244.

CARCAILLET, C. & THINON, M., 1996.– Pedoanthracological contribution to the evolution of the upper treeline in the Maurienne Valley (North French Alps) : Methodology and preliminary data. *Rev. Palaeobot. Palyno.*, 91(1-4) : 399-416.

DAVID, F., 1993.– *Évolutions de la limite supérieure des arbres dans les Alpes françaises du nord depuis la fin des temps glaciaires*. Thèse de Doctorat en Sciences, Université d'Aix-Marseille III : 96 p.

DAVID, F., 1995.– Vegetation dynamics in the northern French Alps. *Historical Biology*, 9 : 269-295.

GREGUSS, P., 1959.– *Holzanatomie der europaïschen Laubhölzer und Sträucher*. Akadémiai Kiado, Budapest : 263 p.

HOLTMEIER, F.-K. & BROLL, G., 1992.– The influence of tree islands and microtopography on pedoecological conditions in the forest-alpine tundra ecotone on Niwot Ridge, Colorado Front Range, USA. *Arctic and Alpine Research*, 24(3) : 216-228.

JACKSON, S.T., OVERPECK, J.T., WEBB, T. III, KEATCH, S.E. & ANDERSON, K.H., 1997.– Mapped plant-macrofossil and pollen records of Late Quaternary vegetation change in eastern North America. *Quaternary Science Review*, 16 : 1-70.

JACQUIOT, C., 1955.– *Atlas d'anatomie des bois de conifères*. Centre technique du bois, Paris : 133 p.

JACQUIOT, C., TRENARD, Y. & DIROL, D., 1973.– *Atlas d'anatomie des bois des Angiospermes (Essences feuillues)*. Centre technique du bois, 2 tomes, Paris : 175p.

KULLMAN, L., 1992.– The ecological status of grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench) in the upper subalpine birch forest of the central Scandes. *New Phytol.*, 120 : 445-451.

KULLMAN, L., 1995.– New and firm evidence for Mid-Holocene appearance of *Picea abies* in the Scandes Mountains, Sweden. *J. Ecol.*, 83 : 439-447.

KULLMAN, L., 1996.– Norway spruce present in the Scandes Mountains, Sweden at 8000 BP : new light on Holocene tree spread. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 5 : 94-101.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaine alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris.

PAYETTE, S. & GAGNON, R, 1985.– Late Holocene deforestation and tree regeneration in the forest-tundra of Québec. *Nature*, 313 : 570-572.

PONEL, P., BEAULIEU, J.-L. DE & TOBOLSKI, K., 1992.– Holocene palaeoenvironments at the timberline in the Taillefer Massif, French Alps : a study of pollen, plant macrofossils and fossil insects. *The Holocene*, 2(2) : 117-130.

QUEIROZ, P. F. & VAN DER BURGH, J., 1989.– Wood anatomy of Iberian Ericales. *Revista de Biologia*, 14 : 95-134.

SCHWEINGRUBER, F. H., 1978.– *Mikroscopische Holzanatomie. Anatomie microscopique du bois. Microscopical wood anatomy*. Inst. féd. rech. for. Birmensdorf. Zürcher AG, Zug : 226p.

SCHWEINGRUBER, F. H., 1990.– *Anatomie europaïscher Hölzer. Anatomy of european woods*. Eidgenöss, Forschungsanst, f. Wald, Schnee u. Landschaft, Birmensdorf. Verlag Paul Haupt, Bern : 800p.

Source : MNHN

TALON, B., 1997.– Étude anatomique et comparative de charbons de bois de *Larix decidua* Mill. et *Picea abies* (L.) Karst. *C. R. Acad. Sci. Paris*, Série Sciences de la Vie, 320 : 581-588.

TALON, B., CARCAILLET, C. & THINON M., 1998.– Apport de la pédoanthracologie à l'étude des variations de la limite supérieure des arbres au cours des derniers millénaires dans les Alpes françaises. *Géographie physique et Quaternaire,* 52 (2) sous presse.

TESSIER, L., BEAULIEU, J.-L. DE, COUTEAUX, M., ÉDOUARD, J.-L., PONEL, P., ROLANDO, C., THINON, M., THOMAS, A. & TOBOLSKI, K. 1993.– Holocene palaeoenvironment at the timberline in the Alps (Taillefer Massif, French Alps) : a multidisciplinary approach. *Boreas*, 22 : 244-254.

THINON, M., 1978.– La pédoanthracologie : une nouvelle méthode d'analyse phytochronologique depuis le Néolithique. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 287 Série D : 1203-1206.

THINON, M., 1992.– *L'analyse pédoanthracologique : aspects méthodologiques et applications*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III : 317p.

TRANQUILINI, W., 1979.– *Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. Springer-Verlag, Berlin : 137 p.

WEGMÜLLER, S., 1977.– *Pollenanalytische Untersuchungen zur spät und postglazialen Vegetationgeschichte der französischen Alpen (Dauphiné)*. Verlag Paul Haupt, Bern : 185 p.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 283-288

LA CARTOGRAPHIE PHYTO-MORPHOLOGIQUE, UN OUTIL D'ANALYSE STRUCTURELLE ET FONCTIONNELLE DE L'ÉCOTONE SUPRAFORESTIER*

Lydie DIDIER[1] & Jean-Jacques BRUN[2]

[1]*Université Joseph Fourier, Centre de Biologie Alpine, B.P. 53X, F-38041 Grenoble Cedex 9, France.*
[2]*(adresse pour correspondance) Cemagref, division écosystèmes et paysages montagnards, B.P. 76, F-38402 Saint-Martin-d'Hères Cedex, France (jean-jacques.brun@cemagref.fr)*

SUMMARY
(original scientific paper)

IDENTIFICATION AND MAPPING OF PHYTO-MORPHOLOGICAL UNITS FOR THE STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ANALYSIS OF SUBALPINE FOREST-LINES.
The distribution and composition of plant communities in the subalpine level depend on the geomorphological landforms. The authors studied these relationships in the abandoned pasture area of Orelle (Maurienne Valley, Savoy, France) by drawing maps which combine the geomorphological and the vegetational components of the landscape.
The maps, based on aerial photographs, reveal and explain the mosaic structure of the timberline zone. The type of contacts and the length of contacts between the different phyto-morphological units are used to evaluate the evolutionary potentialities of forest borders. This approach leads to a discussion on observation scales and on the relationships between vegetation levels and morpho-dynamical levels.

KEY WORDS: Geomorphology - Landscape structure - Mapping - Northern French Alps - Timberline - Vegetation dynamics.

RÉSUMÉ
(travail original)

Dans l'étage subalpin, la répartition et la composition des phytocénoses sont directement liées au modelé géomorphologique. Ces liens ont été étudiés par photo-interprétation sur les alpages abandonnés de la commune d'Orelle (moyenne Maurienne, Savoie, France).
La cartographie présentée, combinant la composante géomorphologique et la composante végétale du paysage, permet d'analyser et de comprendre la structure en mosaïque de la limite supraforestière. Les notions de types de contact et de longueurs de contact entre unités cartographiées se révèlent utiles pour étudier l'évolution des lisières forestières. Cette approche conduit à une discussion sur les échelles d'observation et sur la relation entre les étages de végétation et les étages morphodynamiques.

MOTS CLÉS : Géomorphologie - Structure du paysage - Cartographie - Alpes françaises du Nord- Limite supraforestière - Dynamique végétale .

INTRODUCTION

Cet article présente une méthode cartographique à double entrée, physionomique et géomorphologique, destinée à analyser la structure de l'écotone supraforestier. Il s'agit d'une méthode simple, basée sur la photo-interprétation. Après une lecture qualitative, nous avons procédé à une exploitation quantitative des cartes, à l'aide d'un système d'information géographique (S.I.G.) et selon les principes de l'écologie du paysage (DELCROS, 1993).

Cette cartographie s'inscrit dans un travail sur la transformation des paysages d'altitude sous l'effet de la déprise pastorale. Face à l'hétérogénéité de ces paysages, l'étude de la dynamique de la végétation nécessite une approche spatiale. Ainsi, nous considérons l'écotone supraforestier comme une mosaïque paysagère dont les deux principales composantes sont la physionomie de la végétation et la géomorphologie. Sa dimension spatiale fait de l'écotone supraforestier un vieux sujet de spéculations paléo-écologiques concernant l'interaction entre l'anthropisation et le climat

* Manuscrit reçu le 12 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 22 septembre 1997.

Source : MNHN

(De Beaulieu *et al.,* 1990), et un sujet d'actualité, puisqu'il est considéré comme un indicateur du changement climatique global (Guisan *et al.,* 1995).

Toutefois, la plupart des travaux sur la limite supraforestière ne tiennent compte ni de sa nature spatiale et pluriscalaire ni du rôle déterminant du modelé géomorphologique dans la structure des paysages d'altitude : Ils concernent soit le phénomène botanique du passage d'un étage forestier à un étage asylvatique (Troll, 1973 ; Arno & Hammerly, 1984), soit le phénomène écophysiologique de la réponse anatomique et métabolique des plantes aux contraintes climatiques (Tranquillini, 1979 ; Larcher, 1995). À notre connaissance, seuls les auteurs suivants tiennent compte à la fois de la géomorphologie et la végétation : (a) Les écologues pyrénéens ont développé la notion de "système phytomorphogénétique" pour mettre en évidence la relation entre la végétation et le substrat (Baudiere & Soutadé, 1986 ; Baudiere & Gauquelin, 1990 ; Baudiere & Gauquelin, 1994). Ils ont surtout étudié les milieux supraforestiers et n'ont utilisé que des esquisses géomorphologiques. (b) Toujours dans les Pyrénées, Baulies (1989) a croisé, au 1/50 000, des cartes de physionomie végétale, établies à partir d'images satellitaires, avec des cartes de géomorphologie et de charge pastorale, tandis que Espino & Vabre (1987) ont inventorié, au 1/10 000, des géofaciès qu'ils ont caractérisés par leur degré d'enfrichement (composition floristique et utilisation du sol). (c) Enfin, dans les Alpes suisses, Zimmermann & Eggenberg (1994) ont cherché des corrélations entre la végétation et la géomorphologie à différentes échelles d'observation.

Nous avons essayé de comprendre la répartition des lambeaux forestiers et la dynamique des lisières forestières. Nous avons choisi l'échelle du 1/10 000 pour cartographier les discontinuités supérieures à 50 mètres ou les polygones de plus de 0,25 hectare. Certes, tous les détails perceptibles sur les photographies aériennes ne sont pas pris en compte mais nous pouvons trancher entre la forêt lâche et les bosquets ou les zones à arbres isolés, et distinguer les principaux modelés portant ou non des arbres (moraines, éperons rocheux, loupes de solifluxion au sein des éboulis…). En outre, la combinaison d'une physionomie homogène avec un type de topographie donné (zone convexe, replat, talweg, etc.), à l'échelle décamétrique, permet de considérer que l'utilisation pastorale passée, l'enneigement et les conditions pédologiques sont également homogènes à l'échelle de chaque unité phyto-morphologique. Les cartes phyto-morphologiques donnent ainsi une image fidèle de la mosaïque paysagère, dans chacun de nos quatre sites d'étude. Elles permettent de faire une typologie des écotones et d'établir des prévisions quant aux potentialités d'évolution de la mosaïque écotonale car ces potentialités sont liées aux longueurs de contact entre les différentes unités.

SITES D'ÉTUDE

Le secteur étudié se situe dans les Alpes françaises du Nord, en moyenne Maurienne (Savoie), entre Saint-Michel-de-Maurienne et Modane (zone bioclimatique des Alpes intermédiaires, zone géologique des grès et des schistes du Houiller). La plupart des alpages sont entièrement abandonnés depuis la deuxième Guerre mondiale. En adret, l'étage subalpin est occupé par une pessière sèche surmontée d'une cembraie xérophile riche en épicéa. En ubac, la pessière mésophile et mésohygrophile est surmontée d'une cembraie mésophile comportant du mélèze (Bartoli, 1966 ; Fournier & Peltier, 1987). Nous avons cartographié quatre sites correspondant à des hauts de versant, au-dessus de 1 800 mètres d'altitude, et couvrant une surface totale de 2 500 hectares.

CARTOGRAPHIE

En nous basant sur la photo-interprétation par stéréoscopie, nous avons défini des unités phyto-morphologiques au sein de la mosaïque écotonale. Il s'agit d'entités territoriales, appartenant à la fois à un type donné de physionomie végétale et à un type donné de modelé géomorphologique.

La première étape consiste à faire l'inventaire des classes simples, de physionomie et de modelé, identifiables sur photographie aérienne (clichés en couleur naturelle au 1/20 000 de la mission "1990 FD 73/200 C, Modane 3 534" de l'Institut Géographique National). En ce qui concerne la géomorphologie, nous avons retenu six grandes catégories, auxquelles nous avons attribué une couleur : les zones de roche en place ; les zones d'éboulis actifs ; les zones d'éboulis végétalisés ; les zones d'accumulation de type glacier rocheux ; les ravins et couloirs d'avalanche ; les zones biostasiques où il n'y a pas de modelé spécifique identifiable sur photographie aérienne. La physionomie végétale est divisée en sept classes, matérialisées par des trames : les pelouses, les landes, les broussailles, les aulnaies vertes, les arbres isolés, les forêts claires (cimes non jointives sur photographie aérienne) et les forêts denses.

La combinaison de ces classes géomorphologiques et physionomiques nous a amenés à distinguer 17 unités phyto-morphologiques pour lesquelles nous avons établi une clé de détermination (Fig. 1).

Les unités ainsi recensées par photo-interprétation ont été délimitées et reportées sur un fond topographique au 1/10 000, chacune étant représentée par une couleur et une trame. La détermination et la délimitation des unités ont été vérifiées sur le terrain.

Les cartes phyto-morphologiques ont été digitalisées à l'aide du S.I.G. Arc/Info. Les fichiers numériques ont subi un traitement statistique (Didier & Brun non publié), fournissant ainsi la surface et le périmètre de chaque unité phyto-morphologique et la longueur de contact entre les différents types d'unités. Nous allons parler ici des périmètres et des longueurs de contact. En faisant la somme des

Source : MNHN

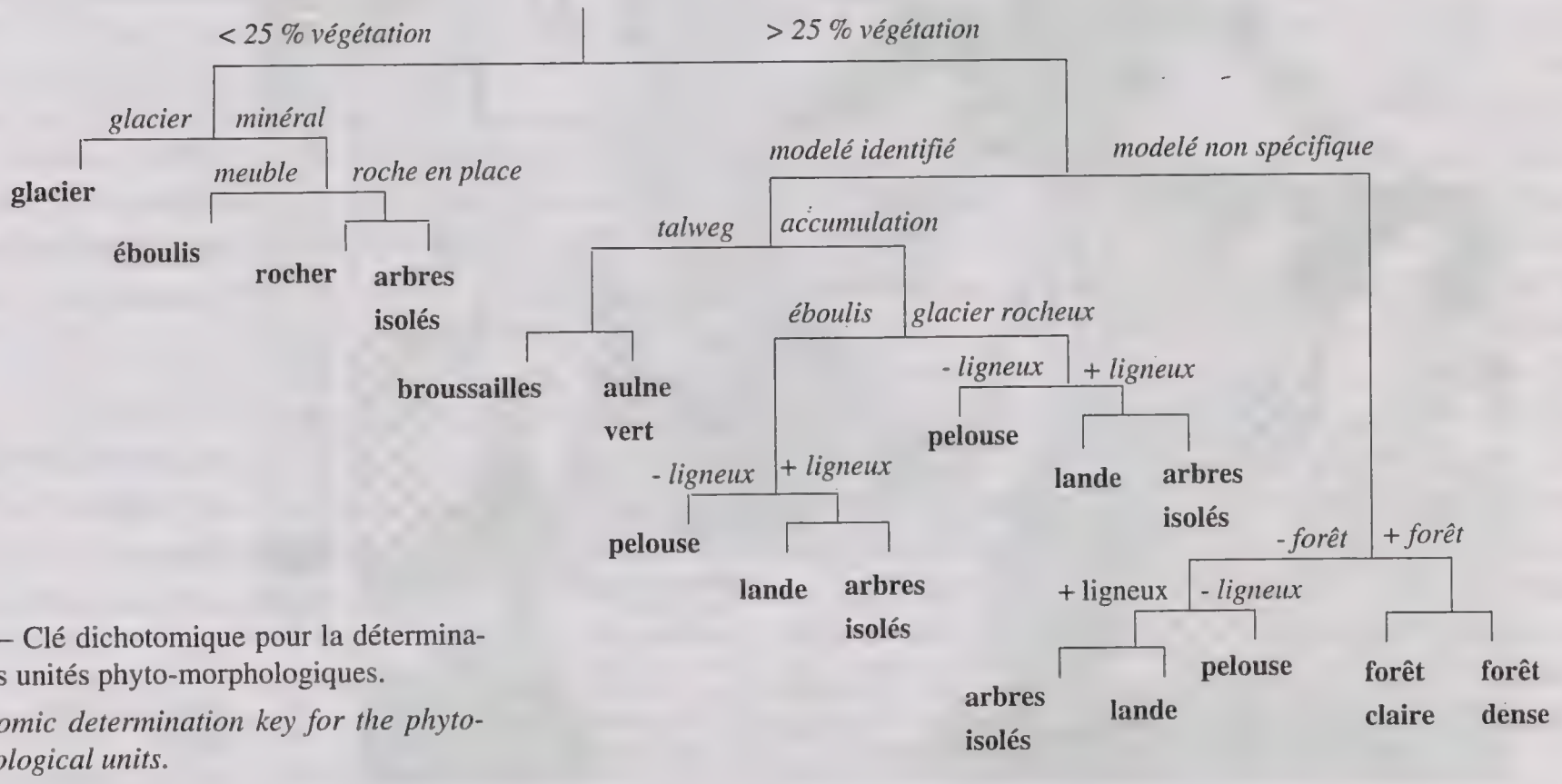


FIG. 1.– Clé dichotomique pour la détermination des unités phyto-morphologiques.

Dichotomic determination key for the phyto-morphological units.

périmètres par type d'unité et par site (FIG. 2a), nous obtenons un spectre des lisières. En faisant la liste des différents types de contact entre une catégorie et les autres et en additionnant la longueur de ces contacts par site (FIG. 2b), nous obtenons un spectre des contacts.

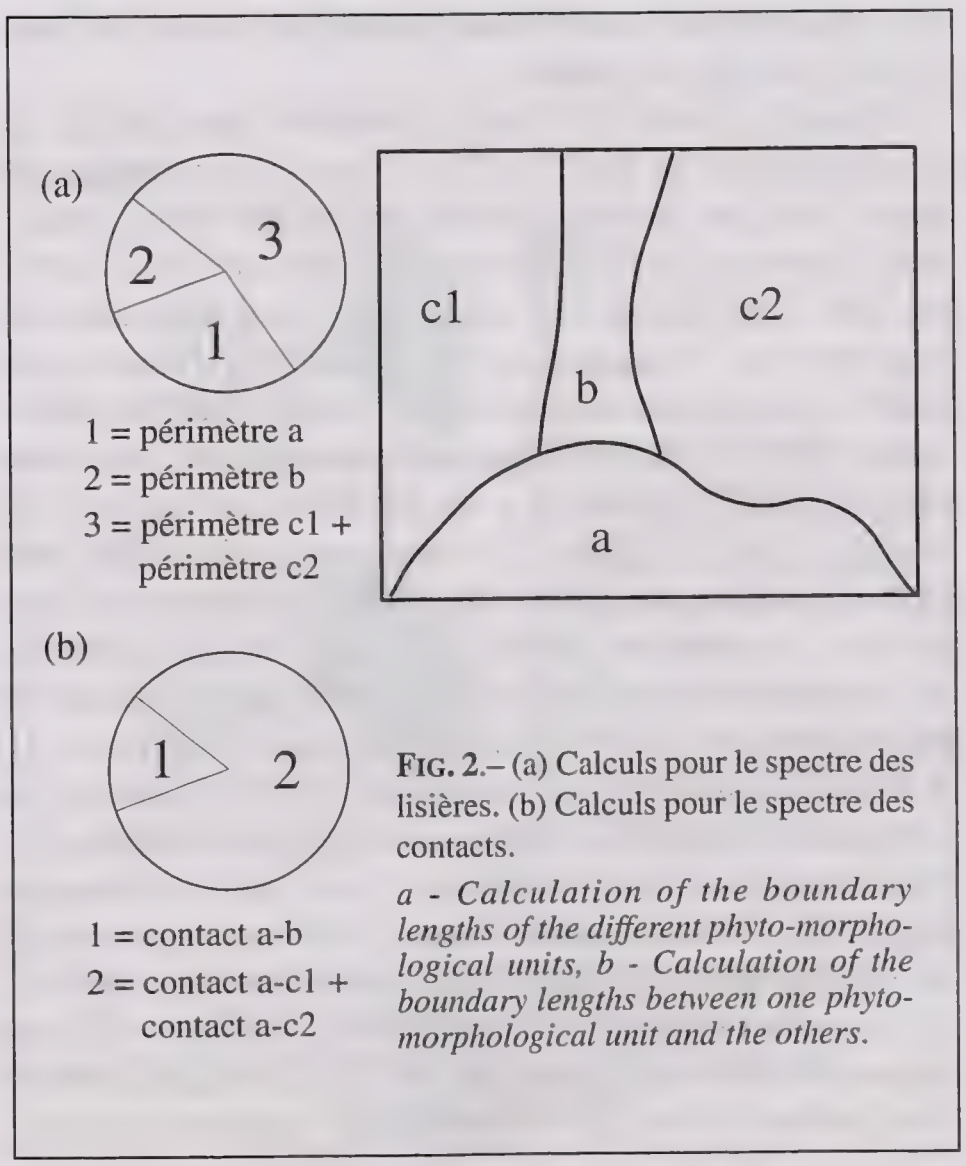


FIG. 2.– (a) Calculs pour le spectre des lisières. (b) Calculs pour le spectre des contacts.

a - Calculation of the boundary lengths of the different phyto-morphological units, b - Calculation of the boundary lengths between one phyto-morphological unit and the others.

RÉSULTATS

Exploitation qualitative, illustrée à l'aide d'un extrait de la carte phyto-morphologique de l'ubac d'Orelle (FIG. 3).

Les cartes montrent que pour comprendre la structure de la limite supraforestière, nous ne pouvons pas la réduire à une simple lisière délimitant les unités forestières. Une telle "limite-contour", matérialisée sur les cartes par les contours des forêts denses et des forêts claires, suit un tracé très sinueux et discontinu, avec des lambeaux isolés (par exemple au-dessus de l'alpage des Grandes Combes). Ce tracé ne peut être expliqué ni par un simple gradient altitudinal, ni par un simple découpage vertical dû aux couloirs d'avalanche, ni par le seul découpage dû au déboisement autour des chalets d'alpage. Par contre, en considérant l'ensemble de l'écotone, sa structure en mosaïque devient apparente et compréhensible. En outre de sa physionomie végétale, chaque unité est caractérisée par une configuration propre de conditions pédologiques (granoclassement, stabilité) et topoclimatiques. Cette configuration est liée à l'histoire et à l'intensité de l'anthropisation et de l'érosion (érosion s.s. : torrentielle, avalancheuse etc ; érosion s.l. avec des formes d'accumulation). Ainsi, les discontinuités entre la forêt et les autres zones ne sont souvent pas seulement physionomiques, mais aussi géomorphologiques (comme par exemple entre la forêt sur modelé non spécifique et le boisement sur glacier rocheux au-dessus de l'alpage du Loup). La nature de ces discontinuités affecte les échanges entre unités et les potentialités de progression d'une unité

Source : MNHN

FIG. 3.– Extrait de la carte phyto-morphologique de l'ubac d'Orelle.
Extract from the phyto-morphological map of the northern exposed slope above Orelle.

aux dépens d'une autre. Nous n'allons pas approfondir cette typologie des discontinuités à l'échelle des unités, mais montrer comment en déduire une typologie quantifiée des mosaïques phyto-morphologiques à l'échelle des sites.

Exploitation quantitative, illustrée par le spectre des lisières et le spectre des contacts entre la forêt et les autres unités, dans un site d'adret et un site d'ubac (FIG. 4 et 5).

En quantifiant les discontinuités cartographiées, nous quantifions la structure du paysage. Les valeurs des longueurs de lisière ou de contact ont surtout une signification relative, en confrontant deux ou plusieurs types d'unités. Un spectre donne la proportion de lisières (périmètres ou contacts) de chaque unité, dans un site donné. Ainsi, sans reporter les longueurs à une unité de surface, cela permet de facilement comparer les sites. Les exemples des figures 4 et 5 mettent en évidence une différence dans la structure de l'écotone supraforestier d'adret et d'ubac, dont voici un bref aperçu : En ce qui concerne les lisières (FIG. 4), l'adret se distingue par une plus grande importance d'éboulis et de la forêt claire, tandis que l'ubac se distingue par une plus grande diversité et une relative importance des landes sur modelé non spécifique. Quant aux contacts entre la forêt (unités de forêt dense et de forêt claire) et les autres unités phyto-morphologiques (FIG. 5), ils sont à nouveau plus diversifiés en ubac qu'en adret. En adret, près de la moitié des lisières forestières sont en contact avec des éboulis et des pierriers. En ubac, ces contacts avec les éboulis sont très réduits, tandis que ceux avec les formations à aulne vert et les pelouses ou les zones à arbres isolés sur modelé non spécifique sont très développés.

Jusqu'ici, notre analyse de l'écotone supraforestier a été structurelle et statique. Nous avons vu comment se répartissent les modelés géomorphologiques et les formations végétales et où se localisent les discontinuités. L'introduction d'une perspective dynamique rend cette analyse fonctionnelle. Voici quelques hypothèses sur l'interaction entre les différents compartiments, à deux échelles différentes : (1) A l'échelle de l'ensemble des sites, les processus périglaciaires et glaciaires n'ont pas été les mêmes sur les versant d'adret et d'ubac ; la nature et la répartition des formes héritées sont donc différentes (prédominance des pierriers en adret, des glaciers rocheux en ubac) ; l'histoire de l'occupation du sol, influencée à la fois par le modelé et par le climat, est également différente entre les versants. (2) À l'échelle d'un seul site, l'interaction entre le modelé et la pédogenèse entraîne un blocage au niveau de certaines discontinuités phyto-morphologiques ; selon qu'il y a blocage ou continuité fonctionnelle, il peut y avoir un déplacement des lisières forestières après l'arrêt de la pression pastorale. Ces quelques exemples montrent la richesse d'une approche basée sur la mosaïque de l'écotone supraforestier et sa nature à la fois géomorphologique et physionomique.

Source : MNHN

DISCUSSION

Les cartes phyto-morphologiques montrent que la structure de l'écotone supraforestier est en grande partie déterminée par la géomorphologie. La répartition des modelés explique la fragmentation de la forêt, la discontinuité de sa limite supérieure et la diversité de ses lisières. Il s'agit d'une hétérogénéité tridimensionnelle dont les modèles linéaires, représentant la limite supraforestière comme un trait ou des bandes qui subissent des forces verticales les faisant monter ou descendre (NOBLE, 1993 ; OZENDA & BOREL, 1995), ne rendent compte que très imparfaitement. En fait, il n'y a pas d'étagement ou de gradient simple allant de la forêt à la pelouse en passant par la lande. L'étagement de la végétation ne correspond pas seulement à un gradient climatique, mais aussi à un échelonnement de modelés glaciaires et périglaciaires entre lesquels il existe des relations génétiques et dynamiques ! Dès lors, il est possible d'établir un parallélisme entre étages de végétation et étages morphodynamiques, comme l'a montré CHARDON (1984) : l'étage infra-périglaciaire correspond approximativement à l'étage subalpin ; l'étage périglaciaire type correspond en partie à l'étage alpin. Ainsi, il ne faut pas représenter la montagne comme une pente "neutre", rectiligne, mais comme un support à paliers différenciés car marqués par leur histoire géomorphologique et d'occupation humaine.

Cela est important d'un point de vue dynamique. Sous l'action d'un réchauffement climatique, les étages de végétation ne vont pas simplement "glisser" vers le haut. En effet, au-dessus des pentes de l'étage montagnard, rabotées par le glacier principal de vallée, les plantes rencontreront d'abord la mosaïque de formes fossiles, mises en place par les glaciers secondaires, puis des modelés encore en activité. Les processus d'érosion peuvent être affectés par des changements du climat, venant altérer la mosaïque géomorphologique elle-même. Une telle évolution ne peut pas être décrite par de seuls critères phytosociologiques (étages de végétation) ou écophysiologiques (zone de combat). En nous basant sur l'analyse phyto-morphologique de la mosaïque écotonale, nous avons formulé l'hypothèse suivante : selon la nature des unités en contact avec la forêt, celle-ci a plus ou moins de facilités pour s'étendre, sous l'effet de la déprise agricole ou d'un changement climatique (DIDIER & BRUN sous presse). Nos recherches sur la dynamique post-pastorale ont en effet montré que la recolonisation est la moins développée en adret, c'est-à-dire dans les sites où la majorité des lisières forestières sont en contact avec des éboulis. De la même façon, sans prendre cela pour une simple relation de cause à effet, les spectres des contacts peuvent servir à estimer l'expansion relative des forêts selon les sites, sous l'effet du réchauffement.

Les possibilités d'interprétation et de prévision de la dynamique végétale à partir des cartes phyto-morphologiques se heurtent cependant à quelques limites. Il est nécessaire de faire appel à des observations plus détaillées, comme la composition des unités cartographiées et la présence de semis. Cela ne peut pas être appréhendé par la photo-interprétation et fait partie d'un autre niveau d'investigation. De même, il faudrait réfléchir à une cartographie superposant les zones de recolonisation à la mosaïque phyto-morphologique.

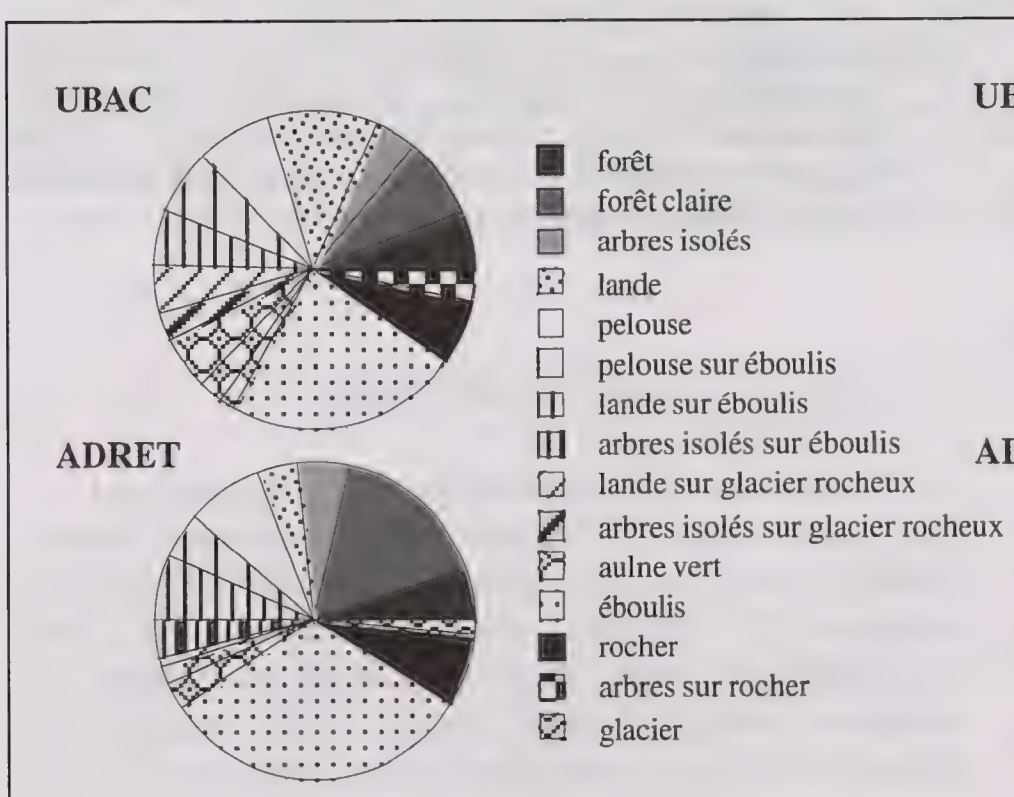


FIG. 4.– Spectres des longueurs de lisière pour chaque type d'unité phyto-morphologique, dans deux sites.
Boundary length of the different phyto-morphological units of two study sites.

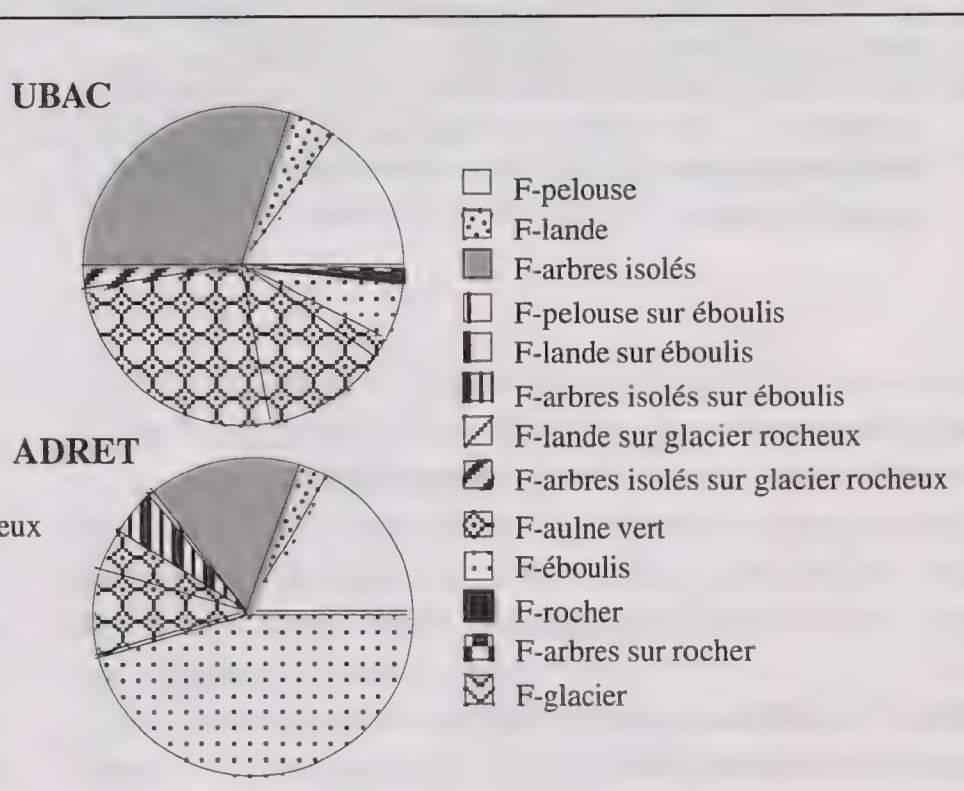


FIG. 5.– Spectres des longueurs de contact entre la forêt et les autres unités phyto-morphologiques, dans deux sites.
Boundary length between the forest and the other phyto-morphological units in two study sites.

Source : MNHN

REMERCIEMENTS

Nous remercions Georges ROVERA pour son appui en matière de géomorphologie, Christian PIEDALLU pour son aide lors de l'utilisation du S.I.G., Thierry GAUQUELIN pour sa lecture critique d'une première version du manuscrit et deux lecteurs anonymes pour leurs remarques pertinentes.

Ce travail a été réalisé grâce au soutien financier du Ministère de l'environnement (comité EGPN - subvention no. 92 184).

BIBLIOGRAPHIE

ARNO, S.F. & HAMMERLY, R.P., 1984.– *Timberline. Mountain and arctic forest frontiers.* The Mountaineers, Washington : 304 p.

BARTOLI, C., 1966.– Etudes écologiques sur les associations végétales forestières de la Haute Maurienne. *Ann. des Sc. For.*, 23 (3) : 432-751.

BAUDIERE, A. & GAUQUELIN, T., 1990.– Successions, substitutions, écotones et systèmes phytomorphogénétiques pyrénéens d'altitude. *Botanica pirenaico-cantabrica*, Jaca : 353-366.

BAUDIERE, A. & GAUQUELIN, T., 1994.– Évolution récente des sols et de la végétation sur les hauts sommets du bassin occidental de la Méditerranée. Actes du colloque "Écologie et biogéographie alpines", La Thuile (Italie), 2-6 septembre 1990. *Revue Valdôtaine d'Histoire Naturelle*, supplément au n° 48 : 13-28.

BAUDIERE, A. & SOUTADE, G., 1986.– Sur la notion de système phytomorphogénétique et l'utilisation de ce concept pour l'étude de la végétation des milieux supraforestiers. "Végétation et géomorphologie", Bailleul 1985. *Colloques phyto-sociologiques,* J. Cramer, Berlin, Stuttgart, 13 : 173-177

BAULIES, X., 1989.– Aportaciones de la teledeteccion a la cartografia de la vegetacion alpina en el Pirineo catalan. *In* : *Actas del II Coloquio internacional de Botanica Pyrenaico-Cantabrica*, 3-5 juillet 1989 : 599-607.

CHARDON, M., 1984.– Montagne et haute montagne alpine, critères et limites morphologiques remarquables en haute montagne. *Revue de Géographie Alpine,* 72 (2-3-4) : 213-224.

DE BEAULIEU, J.-L., EDOUARD, J.-L., PONEL, P., ROLANDO, C., TESSIER, L., THINON M. & THOMAS, H., 1990.– Timberline and human impacts in the French Alps. The state of the art and research programs. *P.A.C.T., Revue* 31 : 63-80.

DELCROS, P., 1993.– *Écologie du paysage et dynamique végétale post-culturale en zone de montagne.* Thèse d'université, biologie, Grenoble 1. Cemagref, Études, 13, 263 p.

DIDIER, L. & BRUN, J.-J., sous presse.– Limite supraforestière et changements environnementaux : pour une approche pluriscalaire et spatialisée des écosystèmes d'altitude. Colloque franco-québécois "Les organismes et les écosystèmes des hautes altitudes et des hautes latitudes comme indicateurs des changements climatiques", Aussois (France) 20-25 juin 1994. *Géographie Physique et Quaternaire.*

DIDIER, L. & BRUN, J.-J., non publié.– *Diversité et rôle dynamique des interfaces phyto-morphologiques dans les paysages subalpins. 6e journées de l'Écologie du Paysage*, Aussois (France) 9-11 octobre 1996.

ESPINO, E.P.C. & VABRE, J., 1987.– Cartographie de l'enfrichement : 1841-1985, l'exemple de la soulane de Faup-Haut Couserans (Pyrénées françaises). *Pirineos*, Jaca : 59-78.

FOURNIER, J. & PELTIER, J.P., 1987.– Les secteurs biogéographiques de la Maurienne (Savoie) : leur délimitation par l'étude des précipitations et des groupements végétaux forestiers. *Documents pour la cartographie écologique*, 30 : 3-24.

GUISAN, A., HOLTEN, J.I., SPICHIGER, R. & TESSIER, L. (eds.), 1995.– *Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountains.* Ed. Conserv. Jard. Bot. Genève, publication hors série 8 : 194 p.

LARCHER, W., 1995.– *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functionnal groups.* Springer, 506 p.

NOBLE, I.R., 1993.– A model of the response of ecotones to climate change. *Ecological Applications* 3 (3) : 396-403

OZENDA, P. & BOREL, J.-L., 1995.– Possible responses of mountain vegetation to a global climatic change : the case of the Western Alps. In : Guisan et al. (eds.), Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountains. Ed. Conserv. *Jard. Bot. Genève* : 137-144.

TRANQUILLINI, W., 1979.– Physiological ecology of the alpine timberline. *Ecological Studies* 31, Springer Verlag, 137 p.

TROLL, C., 1973.– The upper timberlines in different climatic zones. *Arctic and Alpine Research* **5** (3) : A3-A18.

ZIMMERMANN, K. & EGGENBERG, S., 1994.– Comparison of vegetation and geomorphology : problems and approach. Actes du colloque "Écologie et biogéographie alpines", La Thuile (Italie), 2-6 septembre 1990. *Revue Valdôtaine d'Histoire Naturelle*, supplément au n° 48 : 357-365

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 289-295

ANALYSE DE L'ORGANISATION SPATIALE DES PHYTOCÉNOSES DE PATURÂGES BOISÉS*

François GILLET, Romain DOUARD, Elena HAVLICEK & Jean-Daniel GALLANDAT

Université de Neuchâtel, Institut de Botanique, Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie
Rue Emile-Argand 11, CH-2007 Neuchâtel, Suisse (françois.gillet@bota.unine.ch)

SUMMARY
(original scientific paper)

ANALYSIS OF THE SPATIAL ORGANIZATION OF THE PHYTOCOENOSES OF WOODED PASTURES.
The description of the spatial organization and the formulation of hypotheses about internal dynamics of six phytocoenoses of wooded pastures are based on a detailed mapping of the herbaceous, shrubby and arborescent synusiae, associated with a systematic sampling of edaphic descriptors. The contact rates between herbaceous synusiae as well as superposition rates between the layers are calculated with a GIS from the digitized maps. The canonical correspondence analysis allows to partition for each plot the variation of the herbaceous synusiae explained by lignose vegetation, the soils and the spatial structure.

KEY WORDS: Canonical Correspondence Analysis - Community Structure - Geographical Information System - Phytocoenosis - Spatial Analysis - Synusia - Vegetation Mapping - Variation Partitioning - Wooded Pastures.

RÉSUMÉ
(travail original)

La description de l'organisation spatiale et la formulation d'hypothèses sur la dynamique interne de six phytocénoses de pâturages boisés s'appuient sur une cartographie détaillée des synusies herbacées, arbustives et arborescentes, couplée à un échantillonnage systématique de descripteurs pédologiques. Les taux de contact entre les synusies herbacées ainsi que les taux de superposition entre les strates sont calculés à l'aide d'un SIG à partir des cartes numérisées. L'analyse canonique des correspondances permet de fractionner pour chaque placette la variation des synusies herbacées expliquée par la végétation ligneuse, les sols et la structure spatiale.

MOTS CLÉS : Analyse Canonique des Correspondances - Structure des communautés - Système d'Information Géographique - Phytocénose - Analyse spatiale - Synusie - Cartographie de la végétation - Partitionnement de la variation - Pâturages boisés.

INTRODUCTION

La dynamique de la végétation des *pâturages boisés* – ou prés-bois – représente un phénomène d'importance capitale pour la gestion des espaces de moyenne montagne, particulièrement dans le Jura suisse où ces formations recouvrent 14 % du territoire. La compréhension des modalités et des lois de l'organisation spatio-temporelle de ces systèmes phyto-écologiques complexes constitue l'un des objectifs essentiels du programme de recherche *PATUBOIS* (GALLANDAT *et al.*, 1995), financé par quatre cantons helvétiques (Berne, Jura, Neuchâtel et Vaud), l'Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage et le Fonds national suisse de la recherche scientifique.

Cette recherche est fondée sur une approche différenciée des niveaux d'organisation de la végétation, selon la méthode phytosociologique synusiale intégrée (GILLET *et al.*, 1991 ; GILLET & GALLANDAT, 1996). Une *phytocénose* de pâturage boisé est décrite comme un système dont les composants sont les *synusies* végétales (communautés végétales élémentaires arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales).

La dynamique de la végétation s'exerce à différentes échelles d'espace et de temps. Tandis que la notion classique de *série de végétation* s'applique essentiellement aux successions de phytocénoses, l'approche décrite ici concerne plus précisément les relations spatio-temporelles entre les synusies à l'intérieur des phytocénoses elles-mêmes. La démarche synchronique utilisée consiste

* Manuscrit reçu le 8 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 22 septembre 1997.

Source : MNHN

à déduire les modalités de la *dynamique interne des phytocénoses* à partir d'une *analyse des relations spatiales* entre les synusies et les sols, s'appuyant elle-même sur la *cartographie détaillée* de quelques placettes.

L'objectif final de la cartographie détaillée des phytocénoses est de fournir les connaissances nécessaires à l'élaboration de *modèles dynamiques* qualitatifs et quantitatifs (GILLET & GALLANDAT, 1994). Plus précisément, elle vise dans un premier temps à établir et à représenter les relations spatiales entre les synusies arborescentes, arbustives et herbacées, ainsi que les relations de celles-ci avec les variations de la couverture pédologique. Les résultats de ces analyses sont utilisés dans un deuxième temps pour formuler des hypothèses sur la dynamique interne des phytocénoses.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

DÉLIMITATION ET PIQUETAGE DES PLACETTES

Les six placettes cartographiées, réparties dans les différentes régions naturelles du Jura suisse, représentent chacune un type de phytocénose répandu et situé dans une station supposée en équilibre dynamique avec les conditions actuelles d'exploitation.

Les placettes carrées de 2'025 m² (45 m de côté) sont délimitées et orientées de manière à englober une portion homogène de chaque phytocénose (sans gradient écologique transversal apparent). 100 petits piquets espacés de 5 m sont disposés selon une trame régulière (10 lignes parallèles de 10 piquets) dans chaque placette.

CARTOGRAPHIE DES SYNUSIES

Un levé de terrain à l'échelle 1 : 250 des contours des synusies arborescentes, arbustives et herbacées (3 calques) est effectué à l'aide des points de repère matérialisés par les piquets. Les transitions horizontales entre les synusies sont négligées de manière à pouvoir représenter ces dernières par des surfaces aux contours précis. Le recouvrement moyen de la végétation à l'intérieur des surfaces est estimé globalement pour chaque type de synusie. On néglige également les superpositions éventuelles des sous-strates herbacées – si une synusie herbacée haute *H* recouvre une synusie basse *h*, seule la première est cartographiée –, mais pas celles des sous-strates arborescentes (*A, a*) et arbustives (*B, b*). Les cartes des synusies, numérisées, sont traitées dans *Arc-Info,* en relation avec une base de données *ORACLE*.

Les synusies cartographiées dans un rayon de 80 cm autour de chaque piquet sont quantifiées approximativement selon leur surface relative (valeurs comprises entre 0 et 1). On obtient ainsi une matrice dont les lignes correspondent aux 100 points de repère et les colonnes aux types de synusie observés.

RELEVÉ DES DONNÉES PÉDOLOGIQUES

À proximité immédiate de chaque piquet, un diagnostic de la référence du sol selon le *Référentiel pédologique* (BAIZE & GIRARD, 1992) est effectué à partir d'une observation à la tarière. On relève également la profondeur du sol, le pH en surface et en profondeur, l'effervescence à HCl (en profondeur et à mi-hauteur) et la présence d'éventuelles traces d'hydromorphie.

ANALYSE DES RELATIONS HORIZONTALES ET VERTICALES ENTRE LES SYNUSIES

Les taux de **superposition** entre les types de synusies herbacées, arbustives et arborescentes de chaque phytocénose cartographiée sont calculés à partir des cartes numérisées.

L'indice d'**affinité** EL_{ij} (*Electivity Index* de JACOBS et JENKINS, *in* MLADENOFF *et al.,* 1993) est utilisé pour mettre en évidence les *contacts* privilégiés entre les types de synusies herbacées. Appliqué à chaque couple de types (*i,j*), il mesure l'association positive (affinité, valeur très supérieure à 0) ou négative (exclusion, valeur très inférieure à 0). Une valeur proche de 0 est à interpréter comme l'indépendance entre ces deux types.

$$EL_{ij} = \ln\left[\frac{r_{ij} \times (1 - p_{ij})}{p_{ij} \times (1 - r_{ij})}\right]$$

$$r_{ij} = \frac{e_{ij}}{\sum_{k=1}^{m} e_{jk}} \qquad p_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^{m} e_{ik} - e_{ij}}{E - \sum_{k=1}^{m} e_{jk}}$$

m est le nombre de types de synusie rencontrés dans la placette.
e_{ik} est la longueur des contours communs entre les types i et k.
E est la longueur totale des limites entre tous les types.
r_{ij} est la proportion des contours des fragments du type j partagés avec le type i.
p_{ij} est la proportion des contours de tous les fragments des autres types partagés avec le type i.

Quand le calcul des indices est impossible (valeurs infinies), les valeurs arbitraires 10 (quand $r_{ij} = 1$ ou $_{ij} = 0$) et -10 (quand aucun contact n'a été observé ou quand $p_{ij} = 1$ ou $r_{ij} = 0$) sont utilisées.

ANALYSE CANONIQUE DES CORRESPONDANCES DES RELATIONS SPATIALES ENTRE LES SYNUSIES ET LES SOLS

Dérivée de l'Analyse Factorielle des Correspondances et de la régression multiple, l'*Analyse Canonique des Correspondances* (TER BRAAK, 1987 ; JONGMAN *et al.*, 1995) permet de quantifier la variation d'une matrice de données (matrice "espèces") expliquée par une ou plusieurs variables indépendantes (matrice "environnement"). La relation dégagée peut être testée par permutations aléatoires des objets d'une des matrices. L'application à nos placettes passe par l'utilisation de paires de fichiers parmi les matrices disponibles. Chacune d'elles possède 100 lignes (100 relevés par placette) et autant de colonnes que de variables biologiques, écologiques ou spatiales :

Source : MNHN

VEGH : végétation herbacée (indices de recouvrement relatif des synusies herbacées, 8 variables biologiques).

VEGAB : végétation ligneuse (indices de recouvrement relatif des synusies arborescentes et arbustives, 3 variables biologiques).

SOL : sol (11 variables pédologiques).

XY3 : coordonnées spatiales X et Y (de 1 à 10) et les termes d'une équation polynomiale du troisième degré (soit 9 variables spatiales : X, Y, X^2, XY, Y^2, X^3, X^2Y, XY^2, Y^3).

Les trois dernières matrices rassemblent les variables supposées explicatives de la variation de la végétation herbacée. La matrice des coordonnées spatiales XY3 permet de rechercher une structure spatiale dans les données, qui peut être plus ou moins liée aux autres variables explicatives. Seules les trois variables les plus explicatives de chacune des deux matrices SOL et XY3, déterminées par une sélection pas-à-pas, sont retenues dans les analyses, en tant que variables ou covariables actives[1]. Différentes analyses partielles permettent de partitionner la variation des synusies herbacées expliquée respectivement par les variables biologiques, écologiques et spatiales, selon la méthode exposée par BORCARD *et al.* (1992) et BORCARD & LEGENDRE (1994). Les analyses sont effectuées à l'aide du logiciel CANOCO.

RÉSULTATS : ANALYSE D'UN EXEMPLE

CARACTERES STATIONNELS ET STRUCTURATION ÉCOLOGIQUE DE LA PHYTOCÉNOSE

La placette 39 (commune : Le Chenit VD, estivage : Meylande-Dessus, parc n° 4) se localise à 1 330 m d'altitude, à l'étage subalpin, dans un pâturage à vaches laitières exploité en rotation.

La géomorphologie "en marches d'escalier" correspond à l'alternance régulière d'affleurements de calcaire compact (Portlandien), fortement boisés, et de replats déboisés, espacés d'environ 15 m et orientés perpendiculairement à la pente (FIG. 1). Le pendage des couches, pas tout à fait conforme à la pente, permet à la lithologie de s'exprimer en offrant divers faciès à l'action de l'érosion. Les têtes de banc, constituées de calcaires purs, résistent à la désagrégation et forment des reliefs alors que les niveaux inférieurs plus hétérogènes se désagrègent pour former des pentes concaves. Sur les têtes de banc, on recense des sols minces (LITHOSOL, ORGANOSOL insaturé), tandis que les pentes en contrebas sont occupées par des sols liés aux calcaires fragmentés (CALCOSOL, BRUNISOL sur CALCOSOL). Finalement, dans les dépressions où s'accumule la terre fine colluvionnée d'origine loessique, on observe un BRUNISOL ou un NÉOLUVISOL.

L'organisation synusiale de la phytocénose est décrite à l'aide du transect schématique de la figure 1 qui représente la situation respective de chaque type de synusie (selon la typologie de GALLANDAT *et al.*, 1995) par rapport aux micro-habitats engendrés par la géomorphologie et les variations de la couverture pédologique. La géomorphologie en gradins de cette station détermine l'alternance régulière de synusies liées aux replats ou dépressions limoneuses (pré pâturé h221, pré piétiné h201, pelouse acidophile h203) et de synusies liées aux sols rocailleux (pelouse calcicole h235, dalles rocheuses h233, sous-bois sur sol caillouteux h240 ou sur lapiaz h216). Les arbres et les arbustes se localisent préférentiellement sur les pentes où affleurent les bancs calcaires. Les dépressions qui les séparent sont utilisées pour le nourrissage et le déplacement du bétail. Des taches de refus (H210) se développent autour des touffes de *Carlina acaulis* ssp. *simplex* et d'*Euphorbia brittingeri*.

ANALYSE DES RELATIONS SPATIALES ENTRE LES SYNUSIES

L'analyse des superpositions entre les synusies arborescentes ou arbustives et les synusies herbacées (TAB. I) s'appuie sur le calcul des surfaces qu'elles partagent sur les cartes numérisées :

TABLEAU I.– Taux de superposition entre les synusies herbacées et les synusies arbustives-arborescentes dans la placette 39. Code des synusies : voir la figure 1.
Superposition rates between herbaceous synusiae and shrub-tree synusiae in plot 39. Synusiae codes: see fig. 1.

H sous AB	a 005	B 113	b 104
h 201	0.0%	0.0%	0.0%
h 203	0.0%	0.0%	0.0%
H 210	18.1%	26.6%	35.1%
h 216	2.7%	0.0%	11.1%
h 221	0.0%	0.0%	0.2%
h 233	0.1%	0.0%	1.0%
h 235	8.6%	3.2%	7.1%
h 240	70.4%	70.2%	45.5%
Total	100.0%	100.0%	100.0%

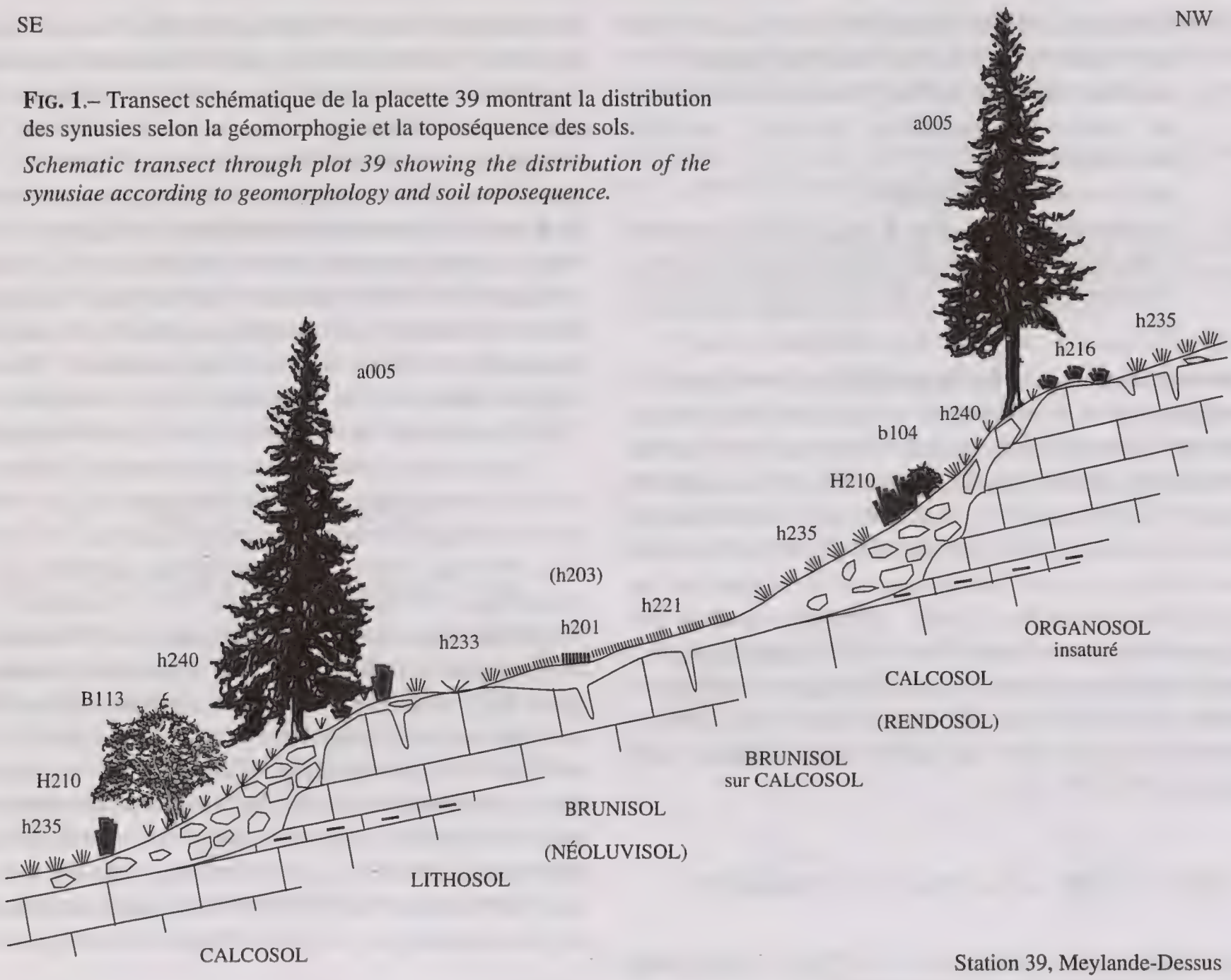
AB sur H	a 005	B 113	b 104
h 201	0.0%	0.0%	0.0%
h 203	0.0%	0.0%	0.0%
H 210	26.4%	1.2%	19.2%
h 216	38.5%	0.0%	60.3%
h 221	0.1%	0.0%	0.1%
h 233	3.4%	0.0%	20.6%
h 235	5.0%	0.1%	1.5%
h 240	82.7%	2.6%	20.1%

[1] Une *variable* est dite *active* quand elle est utilisée pour contraindre les axes canoniques ; les *variables passives* sont simplement projetées a posteriori dans l'ordination ; une *covariable* est une variable active utilisée pour retirer la part de variation qu'elle explique dans la matrice de données.

Source : MNHN

FIG. 1.– Transect schématique de la placette 39 montrant la distribution des synusies selon la géomorphogie et la toposéquence des sols.

Schematic transect through plot 39 showing the distribution of the synusiae according to geomorphology and soil toposequence.



Phytocénose

3511 *Homogyno alpinae - Piceocoenetum abietis plantaginicoenetosum atratae*
Pâturage très boisé de l'étage subalpin, sur sols superficiels dominants, dominé par l'épicéa, exploité extensivement

Synusie arborescente

a005	A• *Piceetum abietis typicum*	Arbres

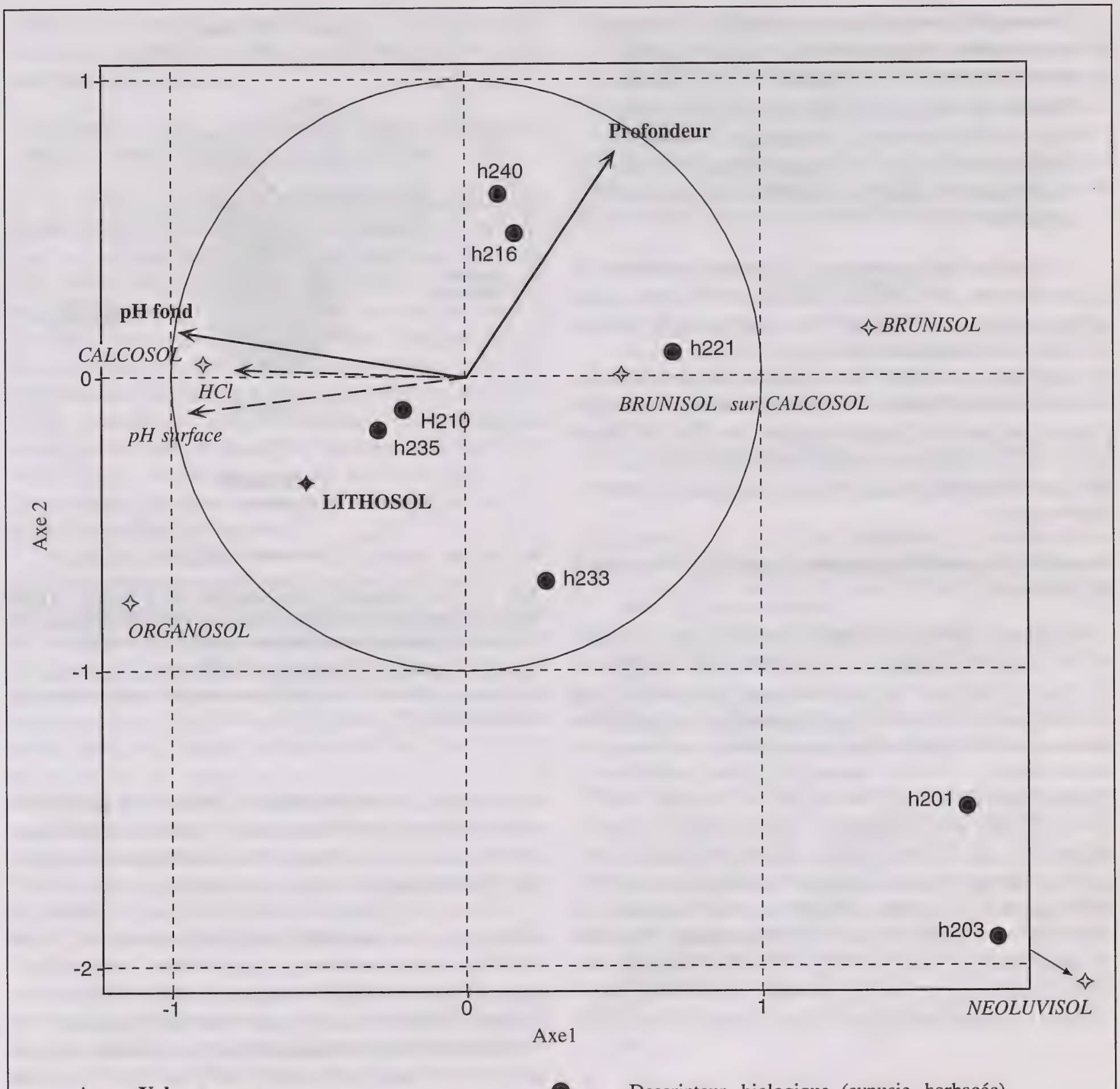
Synusies arbustives

B113	B• *Salici appendiculatae - Sorbetum glabratae*	Arbustes hauts
b104	B• *Cotoneastro integerrimi - Sorbetum chamaemespili*	Arbustes bas

Synusies herbacées

	Friches	
H210	H• Gpt. à *Euphorbia brittingeri* et *Hypericum maculatum*	Refus temporaires
	Sous-bois herbacés	
h216	H•*Homogyno alpinae - Vaccinietum vitis-idaeae*	Sous-bois chamæphytique
h240	H•*Valeriano montanae - Polygonatetum verticillati*	Sous-bois géophytique-hémicryptophytique
	Pelouses maigres	
h233	H•*Sedo acris - Poetum alpinae*	Pelouse calcicole sur dalles
h235	H•*Alchemillo conjunctae - Seslerietum albicantis*	Pelouse calcicole
h203	H•*Carici piluliferae - Nardetum strictae vaccinietosum myrtilli*	Pelouse acidophile
	Prés pâturés	
h201	H•*Alchemillo monticolae - Poetum supinae*	Pré piétiné eutrophe
h221	H•*Plantagini atratae - Poetum alpinae*	Pré pâturé mésotrophe

Source : MNHN



Axe	Valeur propre	p
1	0.177 (4.7%)	0.002
2	0.139 (4.2%)	0.008

● Descripteur biologique (synusie herbacée)

⟶ **Vecteur d'une variable explicative quantitative**

✦ **Centroïde d'une variable explicative qualitative**

·– – → *Vecteur d'une variable passive quantitative*

✧ *Centroïde d'une variable passive qualitative*

FIG. 2.– Projection du plan 1/2 de l'Analyse Canonique des Correspondances de la matrice VEGH (synusies herbacées) contrainte par trois variables édaphiques (placette 39). Code des synusies : voir figure 1.

Projection of the plan 1/2 of the Canonical Correspondence Analysis of the VEGH matrix (herbaceous synusiae) constrainted by three edaphic variables (plot 39). Synusiae codes: see fig. 1.

Source : MNHN

"H sous AB" : composition de la strate herbacée sous les synusies arborescentes et arbustives (proportions de la surface de chaque type de synusie arborescente ou arbustive).

"AB sur H" : taux de dépendance des synusies herbacées vis-à-vis des strates arborescentes et arbustives (proportions de la surface de chaque type de synusie herbacée recouverte par les synusies arborescentes ou arbustives).

Les résultats mettent notamment en évidence une relation de dépendance entre h240 (sous-bois herbacé) et a005 (arbres), ainsi qu'une superposition privilégiée entre les types b104, h233 et h216, liés aux affleurements rocheux.

Les indices d'affinité entre les synusies herbacées sont rassemblés dans une matrice (TAB. II). On notera en particulier l'association positive, d'origine édaphique, entre les prés pâturés (h201, h221) et les pelouses maigres acidophiles (h203), ou d'origine microclimatique entre les deux types de sous-bois herbacés (h240 et h216).

CORRÉLATIONS SPATIALES ENTRE LES SYNUSIES ET LES SOLS

La figure 2 représente le graphe d'ordination selon les axes 1 et 2 de l'analyse canonique des correspondances de la placette 39, la matrice VEGH des huit types de synusies herbacées étant contrainte par les trois variables pédologiques les plus explicatives de la matrice SOL : *pH fond* (pH en profondeur), *profondeur* (du sol) et *LITHOSOL*. Le test de Monte-Carlo global montre que les résultats de cette analyse sont significatifs au seuil de 1 % (p = 0.001 pour 999 permutations ; inertie totale de la matrice VEGH : 3.72). Les variations de la couverture pédologique contribuent au déterminisme des synusies herbacées : les trois variables pédologiques sélectionnées expliquent 9.5 % de la variation de VEGH (FIG. 3). L'analyse suggère de distinguer quatre groupes de synusies herbacées : h201 et h203 sont liés à des sols plutôt profonds et à pH relativement bas (BRUNISOL, NÉOLUVISOL) ; h233, h235 et H210 sont plutôt inféodés à des sols superficiels et à pH

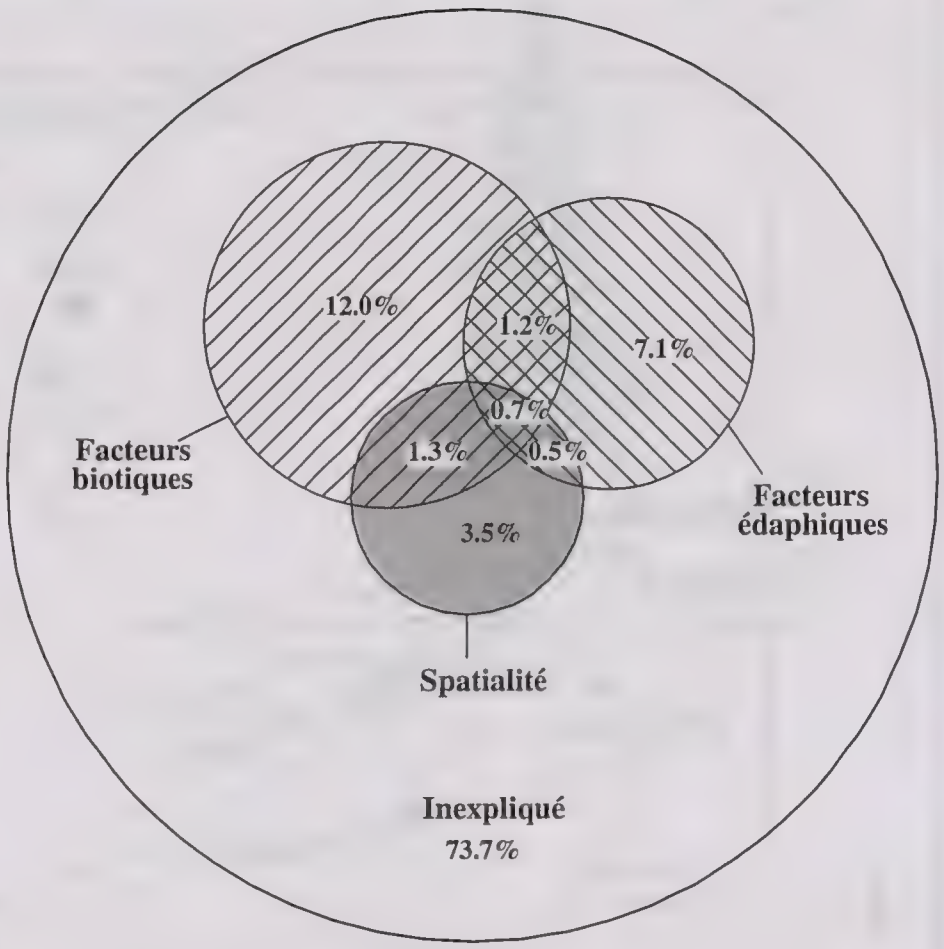


FIG. 3.– Fractionnement de la variation de la matrice VEGH (synusies herbacées) expliquée par trois variables biologiques, trois variables édaphiques et trois variables spatiales (placette 39).

Variation partitioning of the VEGH matrix (herbaceous synusiae) explained by three biological, three edaphic and three spatial variables (plot 39).

élevé (LITHOSOL, CALCOSOL) ; h216 et h240 semblent peu liés à un type de sol particulier et sont surtout conditionnés par l'humus acide engendré par le couvert de résineux ; h221 occupe une position intermédiaire, dans le domaine du BRUNISOL sur CALCOSOL[(2)].

La végétation arbustive (b104, B113) et surtout arborescente (a005) apparaît comme un facteur explicatif important de la répartition des synusies herbacées, puisque les trois variables biologiques de la matrice VEGAB expliquent 15.2 % de la variation de la matrice VEGH (FIG. 3). Les strates ligneuses conditionnent les communautés herbacées en agissant sur les conditions microclimatiques (ombrage, interception) et édaphiques (litière) ; moins de 2 % de la variation des synusies herbacées est expliquée conjointement par les variables biologiques et édaphiques.

Les trois variables les plus explicatives (Y^2, X^3 et XY) ont été retenues dans la matrice des données spatiales XY3. Elles n'expliquent que 6 % de la variation des synusies herbacées (FIG. 3). La structure spatiale du tapis herbacé, exprimée par ces trois variables, semble davantage liée à la répartition des arbres qu'à la couverture pédologique.

Les neuf variables biologiques, pédologiques et spatiales sélectionnées ne peuvent rendre compte que du quart environ de la variation des synusies herbacées. Ce résultat suggère que d'autres facteurs doivent exercer une influence déterminante, par exemple l'action du bétail ou la microtopographie. Il met également en évidence les limites de l'approche corrélative : l'arrangement spatial

TABLEAU II.– Matrice des indices d'affinité entre les synusies herbacées de la placette 39. Code des synusies : voir FIG. 1.
Electivity index matrix between herbaceous synusiae in plot 39. Synusiae codes : see FIG. 1.

h203	*2.61*						
H210	*-4.94*	*-10*					
h216	*-10*	*-10*	*-0.94*				
h221	3.09	0.65	-3.06	-10			
h233	-0.56	-10	-0.98	-10	-1.46		
h235	-10	-10	-0.59	-2.78	-0.30	-0.79	
h240	-10	-10	0.21	1.33	-10	-10	-2.48
	h201	**h203**	**H210**	**h216**	**h221**	**h233**	**h235**

(2) Le BRUNISOL sur CALCOSOL est un type très répandu dans le Jura ; il se distingue du CALCISOL par son origine mixte, calcaire en profondeur et loessique en surface (HAVLICEK, travaux en cours).

Source : MNHN

de la végétation herbacée est moins le résultat d'une équation liant les facteurs écologiques que celui d'un processus évolutif concernant la phytocénose entière.

HYPOTHÈSES SUR LE DÉTERMINISME DES STRUCTURES ET INTERPRÉTATION DYNAMIQUE

La synthèse des résultats précédents permet de proposer des hypothèses pour expliquer la causalité des structures observées. Il convient à ce stade de distinguer les explications purement spatiales (mosaïques de sols, microtopographie) et les explications dynamiques liées aux transformations temporelles, passées, actuelles ou potentielles. Quand un gradient écologique observé peut être mis en relation avec un processus dynamique lié aux activités humaines à une échelle de temps compatible avec la durée de vie de la phytocénose, il peut être interprété comme une série temporelle (par exemple gradient lié à l'ombrage ou à l'action du bétail). Dans le cas contraire, il signifie une simple juxtaposition spatiale sans signification dynamique (par exemple gradient lié à la profondeur du sol ou à la pente).

Appliqué à la placette 39, ce principe suggère que les relations dynamiques entre le groupe lié aux sols limoneux profonds (h201, h203) et les autres synusies sont impossibles ; le pré pâturé mésoeutrophe h221 occupe cependant une situation intermédiaire qui lui confère la possibilité de jouer un rôle charnière, dans le domaine du BRUNISOL sur CALCOSOL. Les refus H210 assurent la transition dynamique entre la partie "pâturage" (via h235) et la partie "boisé" (via h240) de la phytocénose. Les arbustes (b104) se développent électivement sur les sols superficiels, à partir de H210, h240, h216 et h233. Les espèces constitutives des buissons hauts B113 et de la strate arborescente a005 passent par b104 pendant leur développement.

CONCLUSIONS

Ce travail illustre la manière dont différents outils conceptuels (phytosociologie synusiale intégrée, approche systémique, ACC, SIG) peuvent être appliqués de manière complémentaire pour mieux cerner la complexité de l'organisation des phytocénoses. En particulier, il confirme l'intérêt d'intégrer les structures spatiales dans la modélisation écologique. L'analyse des cartes des synusies selon des méthodes inspirées de l'écologie du paysage permet de mesurer objectivement le degré de liaison vertical (taux de superposition) et horizontal (contacts) entre les composants de la phytocénose. Toutes ces connaissances pourront être intégrées lors de l'élaboration d'un modèle d'organisation spatio-temporelle.

BIBLIOGRAPHIE

BAIZE, D. & GIRARD, M.C., 1992.– *Référentiel pédologique. Principaux sols d'Europe*. INRA, Paris : 222 p.

BORCARD, D., LEGENDRE, P. & DRAPEAU, P., 1992.– Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology,* 73, 3 : 1045-1055.

BORCARD, D. & LEGENDRE, P., 1994.– Environmental control and spatial structure in ecological communities : an example using oribatid mites (Acari, Oribatei). *Envir. Ecol. Statistics,* 1: 37-61.

GALLANDAT, J.D., GILLET, F., HAVLICEK, E. & PERRENOUD, A., 1995.– *Patubois. Typologie et systémique phyto-écologiques des pâturages boisés du Jura suisse*. Rapport non publié, Lab. Écol. vég., Univ. Neuchâtel.

GILLET, F., DE FOUCAULT, B. & JULVE, P., 1991.– La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea,* 46 : 315-340.

GILLET, F. & GALLANDAT, J.-D., 1994.– Approche systémique des pâturages boisés du Jura suisse. *Analyse et maitrise des valeurs naturelles, Colloque Transfrontalier, Besançon 1993. Les Actes* : 149-153.

GILLET, F. & GALLANDAT, J.-D., 1996.– Integrated synusial phytosociology : some notes on a new, multiscalar approach to vegetation analysis. *Journal of Vegetation Science,* 7, 1: 13-18.

JONGMAN, R.H.G., TER BRAAK, C.J.F. & VAN TONGEREN, O.F.R., (eds.) 1995.– *Data analysis in community and landscape ecology. 2nd ed.* Cambridge University Press, Cambridge : 306 p.

MLADENOFF, D.J., WHITE, M.A., PASTOR, J. & CROW, T.R., 1993.– Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed forest landscapes. *Ecological Applications,* 3, 2 : 294-306.

TER BRAAK, C.J.F., 1987.– The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio,* 69 : 69-77.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 297-300

STRESS CONDITIONS OF A MAN-MADE NORWAY SPRUCE (*PICEA ABIES* KARST.) PURE STAND ESTABLISHED OUTSIDE ITS NATURAL RANGE IN THE REGION OF THE DRAHANSKÁ UPLANDS*

Emil KLIMO

Institute of Forest Ecology, Faculty of Forestry and Wood Technology, Mendel University of Agriculture and Forestry, Brno, Czech Republic.

SUMMARY
(original scientific paper)

In the region of the Czech Republic, marked changes occurred in the species composition of stands in favour of spruce monocultures which replaced broadleaved and mixed stands. Spruce stands growing outside their natural range were affected by stress factors causing a number of negative ecological changes. These problems were monitored within the Rijec project in the region of the Drahanska Uplands where the development of a Norway spruce pure stand of the first (90 years) and second (15 years) generations were studied. It has been stated that stress conditions of the stands are linkod to: 1) the change of surface humus and considerable organic N immobilisation, 2) N deficit in the stand nutrition, and 3) clear-felling system of regeneration where N deficit in spruce stands of the second generation is increased.

KEY WORDS: Norway spruce pure stands - stress factors - Nitrogen deficit - Czech Republic.

RÉSUMÉ
(travail original)

*ÉTAT DE STRESS DE LA MONOCULTURE DE L'ÉPICÉA (*PICEA ABIES *KARST.) CULTIVÉE EN DEHORS DE SON AIRE NATURELLE DANS LA RÉGION DES COLLINES BOISÉES DE DREHANSKA VRCHOVINA.*

Sur le territoire de la République Tchèque, au cours des derniers 100-200 ans, la composition des peuplements forestiers de feuillus a changé au profit de monocultures d'épicéa. Les épicéas se trouvant à l'écart de leur aire naturelle souffrent de différents stress qui ont causé beaucoup de changements écologiques négatifs. Ces questions ont été traitées dans le projet de Rajec, dans la région des collines boisées de Drehanská vrchovina, où ont été suivis le développement de la monoculture de la première génération (90 ans) et celui de la deuxième génération (15 ans). L'état de stress des peuplements se traduit par : 1) le changement de la forme de l'humus superficiel et par une grande immobilisation d'azote organique ; 2) la naissance d'un déficit azoté dans la nutrition du peuplement ; 3) la carence azotée dans le peuplement d'épicéa de la deuxième génération après la coupe à blanc.

MOTS CLÉS : Monocultures d'épicéa - Facteurs de stress - Carence azotée - République Tchèque.

INTRODUCTION

Stress state is a situation of a living system occurring under conditions of mobilisation of control or remedial processes against stimuli excceding the usual range of homeostasis (MICHAL, 1992).

Man-made Norway spruce stands established in areas outside their natural range as substitute stands instead of broadleaved or mixed stands occur in stress conditions from the very beginning. They are exposed to many factors of both biotic and abiotic nature which cause ecological crises and even disasters. These situations follow not only from external factors but also the development of spruce monocultures supports their origin.

The knowledge of the mechanism of functioning forest ecosystems, ecological impacts of human activities on their

* Manuscrit reçu le 8 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 14 mai 1997.

Source : MNHN

condition and defining main stressors appear to be, therefore, very important particularly with respect to the formulation of the programme of sustainable forestry.

The Czech Republic represents a model territory for the purpose. There are tracts of natural forests although the majority of the territory is covered by secondary stands where Norway spruce *(Picea abies* Karst.) predominates. Part of the results from the long-term ecosystem study of a spruce monoculture is presented in the paper.

MATERIAL AND METHODS

The aim of the Rajec project established in 1976 is as follows: to analyse s tructure, function and productivity of the artificiall y established spruce stand and to assess ecological consequences of the intensive management in these stands concerning the development of soil processes, stability and protection of the ecosystem and its production level.

The scientific problems of the project consist, therefore, of:

- identification of the environment which has the decisive importance for the production and stability of the ecosystem;
- determination of the course of wood production;
- prediction of certain key stress situations in the ecosystem.

According to maps preserved, in the stands of the area under study becch predominated and in the turn of the 19th and 20th centuries, a Norway spruce monoculture was established here. The stand is, therefore, about 95 years old. The research plot is situated at an altitude of 625 m. Parent material of the territory is acid granodiorite, strongly myolitized and disturbed by weamering processes. Soil type was described as acid Cambisol.

The long-term mean annual temperature amounts to 6.6°C and annual precipitation 683 mm. The average deposition of sulphur in precipitation in the open area is 19 kg.ha^{-1} .year^{-1}. Experimental clearcutting was carried out during the winter 1977-1978.

Simultancously with the spruce stand, a locality with an original beech stand was studied (accumulation of organic matter on the soil surface).

RESULTS AND DISCUSSION

A spruce monoculture can change the turnover of some nutrients, particularly of N, which can have a significant effect on the origin of stress situations in the course of the whole period of stand development. The situation occurred, e.g. in a spruce stand analysed by our workers in the Drahanská Uplands. Since about 1900, the soil of the stand experienced particularly surface humus accumulation and nitrogen cycling (see TAB. I).

TABLE I.– The amount of surface humus (t dry matter. ha^{-1}) and nitrogen (kg. ha^{-1}) in a beech and a Norway spruce stand in the region of the Drehanská Uplands.

Quantité d'humus superficiel (matière sèche) t. ha^{-1} et d'azote kg. ha^{-1} dans le peuplement de hêtres et d'épicéas - Drahanská vrchovina.

	Beech stand	Norway spruce stand
Layer	**Organic matter**	**Organic matter**
	N	**N**
OL	10.0	11.5
OF	153	155
OH	12.6	15.8
L+F+H	161	276
	0.5	22.3
	7	350
	23.1	49.6
	321	780

TABLE II.– N concentration in spruce shoot needles (dry matter) in the Drahanská Uplands.

Concentration en azote des aiguilles de première année d'épicéas (matière sèche) - Drehanská vrchovina.

TREE	1	2	3	4	5	6	7	MEAN
No.	8	9	10					
N content	0.93	9.93	1.00	1.07	1.09	0.98	1.13	1.03
	1.06	1.00	1.05					

Data in Tables I and II show significant N accumulation in the surface humus and other components of the ecosystem (tree layer) exhibit the condition when nitrogen nutrition is on the limit of a deficit.

Nutrient and particularly N cycling is, therefore, often a limiting factor for the level of primary production and total N balance is frequently deficient though it can be saturated by an incressed N input from the atmosphere.

The amount of annnal litterfall or its structure and dynamics during the year can be a good signal for the origin of an "alarm situation" after the effect of a certain stressor. When analysing the data measured in the Norway spruce stand in the Drahanská Uplands we found two cases of this type. The first occurred in 1979 when the amount of litterfall increased from an average value of 4-4.5 t.ha^{-1} to a value of 6.5 t.ha^{-1} per year. This phenomenon can be explained by a climatic shock which occurred between 31

Source : MNHN

December 1978 and 1st January 1979 when a temperature decreased by more man 20°C during a few hours. The frost shock caused dieback and irreversible damage to spruce stands in the Beskids. In our case it was a signal for stress situation, further development of the stand was not, however, disturbed. Another signal of an increased litterfall caused by false spruce webworm *(Cephalcia abietis* L.) outbreak appeared in 1986 when thc proportion of insect frass in the litterfall markedly increased.

It means that both signals of the physiological destabilisation of the spruce forest ecosystem result from the functioning of the ecosystem and continuous levelling with the environment pressure. The signals of destabilisation in the ecosystem functioning are important both from the viewpoint of formation of the model of sustainable development of forest ecosystems and stagnation of production processes. If we consider that crucial parameters for primary production are light, humidity/moisture, temperature, competition and nutrients then the model of the future process of biomass production can be modified either permanently or temporarily by the fluctuation of these factors. On the example of the effect of frost shocks in the Beskids and in the Drabanská Uplands we can sec also another potential combination with the effect of air pollution (the Beskids) when the same shock caused irreversible damage to spruce stands. In stands of the Drahanská Uplands, however, increased needle litterfall occurred "only".

TABLE III.– Total weight of litterfall (kg. ha^{-1}. year^{-1}) in a spruce stand in the Drahanská uplands.

Masse totale de chute de feuilles (kg.ha^{-1}. an^{-1}) dans le peuplement d'épicéa - Drahanská vrchovina.

YEAR	1977	1978	**1979**	1980	1982	1983	1984	1985
kg. ha^{-1}	4021	3979	**6500**	3380	4637	5656	4786	4926

YEAR	1986	**1987**	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994
kg. ha^{-1}	6725	5292	4635	4035	5228	4286	–	–	4773

Another important stage in the development of a spruce monoculture is the clear-felling system of regeneration when a marked interference in the surface humus layer and nutrient budget appears again. In the course of logging operations the following processes occur:

• one-shot nutrient loss: N 413, P 75, K 370, Ca 789 and Mg 95 kg. ha^{-1};

• surface humus disturtance associated with the occurrence of areus with eimer marked decrease or increase of surface humus. Total weight of the layer was, however, decreased;

• increased decomposition of L and F layers while the H layer remains the same or is slightly increased. In the further development of forest sites, particularly nitrophilous vegetation appears in the third year after felling reaching a value of about 8 t. ha^{-1} dry matter (see TAB. IV).

TABLE IV.– The development of the above-ground biomass of herb vegetation on a clear-cut area.

Développement de la masse de la partie aérienne de la végétation sur la clairière.

Year	Dry matter of herbs	N total (kg. ha^{-1})
1977	–	–
1979	50	7
1980	8345	173
1981	8519	194
1982	8015	187
1983	7199	103
1984	3666	55
1986	1340	25
1989	590	11

The process prevents to a large extent the nutrient loss into groundwater but the root system of herbs and the development of newly established spruce plantations prevent mineralization of the surface humus layer resulting in the marked shortage of mineral nitrogen for the nutrition of subsequent spruce stands. The effect manifested itself particularly in a young dense stand where high competition of herbs occurred in the first stage and later on also competition of spruce trees. The stand margin, where the competition was reduced, developed much more favourably (see TAB. IV).

TABLE V.– Nitrogen concentration in spruce shoot needles at the margin and in the interior of a newly established spruce plantation (dry matter %) 14, 15 and 16 years after the establishment of the second generation stand.

Concentration en azote dans les aiguilles de première année d'épicéa à la lisière et à l'intérieur du peuplement de monoculture d'épicéa nouvellement planté (% en matière sèche) au cours des 14^{e}, 15^{e} et 16^{e} années après la plantation du peuplement de la 2^{e} génération.

YEAR	STAND MARGIN	STAND INTERIOR
199	2.12	0.94
0	1.03	0.96
199	1.32	0.91
1		
199		
2		

The situation shows that the stand in the second generation has less favourable conditions in its initial devel-

Source : MNHN

opment as compared with the situation after the change of stand species composition at the beginning of the century.

All the stress situations and signals of physiological destabilisation of stands should be taken into consideration in prognoses of the sustainable development of forests and spruce stand conversion to near-natural stands.

REFERENCES

MICHAL, I., 1992.– *Ecological stability (in Czech).* Veronica (Brno), 244 pp.

KLIMO, E. & KULHAVY, J., 1994.– *Nitrogen cycling in Norway spruce stands after clear-cutting.* Lesnictví-Forestry, 40, (7-8), pp. 307- 312.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 301-304

TOURISM AND SUBALPINE VEGETATION: IS THERE A WAY OUT OF THE CONFLICT "ECONOMY - ECOLOGY" ?*

Brigitte KLUG-PÜMPEL & Gabriele SCHARFETTER

Institut für Botanik, Universität für Bodenkultur, Gregor-Mendel-Straße 33, A-1180 Wien, Austria.
(BRIKLUG@edv1.boku.ac.at)

SUMMARY
(original scientific paper)

In the Austrian "Niedere Tauern" mountain range, vegetation studies were carried out at altitudes between 1850 and 2300 m a.s.l. to document vegetation damage by winter and summer tourism. Additional laboratory studies provided data on germination, growth response to fertilizer addition, and temperature hardiness of plants that had proved to be well adapted to subalpine ski runs ("ski run attendants") or to eroded areas caused by mountain hiking. Those autochthon species produce seeds ideal for more effective prevention of erosion at high altitudes. For this reason it will be essential to breed large quantities of these seeds to succeed in sustainable revegetation of damaged slopes.

KEY WORDS: Tourism -Vegetation damage - Revegetation - Diaspore communities - Germination.

RÉSUMÉ
(travail original)

TOURISME ET VÉGÉTATION SUBALPINE : Y-A-T-IL DES SOLUTIONS AU CONFLIT "ÉCONOMIE - ÉCOLOGIE"?
Dans les "Niedere Tauern", une région montagneuse autrichienne, des études ont analysé l'influence du tourisme d'hiver et du tourisme d'été sur la végétation subalpine. Des expérimentations complémentaires en laboratoire et sous serre ont été également réalisées avec les semences et les plantes autochtones les plus adaptées aux pistes du ski et aux autres terrains menacés par l'érosion et ont donné des renseignements sur leur germination. L'effet de la fertilisation sur leur croissance et sur leur résistance au froid et au chaud a été également étudié. Les espèces autochtones ont des semences capables de s'opposer à l'érosion aux altitudes élevées. Mais il est pour cela nécessaire de produire beaucoup de semences autochtones assez efficaces pour établir un tapis végétal stable sur des pentes endommagées.

MOTS CLÉS : Tourisme - Détérioration de la végétation - Réensemencement - Banque et association de diaspores - Germination.

INTRODUCTION

For thousands of years, Man has used the Alps and their plant cover in many different ways (OZENDA, 1985). But modern mobility and tourism added a new and rather aggressive facette of impact on mountain ecosystems to the traditional forms of land use (SCHIECHTL, 1980; MESSERLI, 1992). The construction of ski runs and all the infrastructure for skiing have created thousands of hectares of eroding slopes throughout the Alps. The revegetation efforts often failed because wrong techniques and inadequate seeds were used (KLUG-PÜMPEL & KRAMPITZ, 1996; KRAUTZER, 1996; DELARZE, 1994). But also the so-called "soft tourism", especially mountaineering and hiking, can cause excessive erosion unless trampling is restricted to well planned and supervised pathways (GRABHERR, 1986).

The goals of the research presented here were: a) to document the consequences of inadequate construction and revegetation techniques on ski runs at altitudes between 1850 and 2200 m a.s.l., b) to find ways of improving the situation by using the capacity of some native species to colonize ski runs spontaneously, c) to compare different stages of erosion caused by trampling on paths through the subalpine vegetation, and d) to estimate the extent of a possible self-healing capacity of various vegetation types by the mobilisation of diaspore associations buried in different soil depths.

* Manuscrit reçu le 23 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 1er septembre 1997.

Source : MNHN

MATERIALS AND METHODS

The actual plant cover of ski runs and their adjacent semi-natural vegetation in the "Niedere Tauern" mountain range, Austria, was studied by means of about 200 phytosociological relevés (following BRAUN-BLANQUET, 1964). Species composition and frequency on ski runs were compared with those of the adjacent vegetation types. The results revealed the existance of so-called "ski run attendants", i.e. native species that established themselves well in the ski runs (KLUG-PÜMPEL & KRAMPITZ, 1996). Consequently, the germination rate and viability of some of those "ski run attendants" were tested both in growth chambers and on substrate in the greenhouse. In the growth chamber experiments "warm" and "cool" summer periods were simulated for the in vitro-germination of autochthon seeds. In the greenhouse experiment a mixture of seeds of 4 species was put in pots on a substrate of soil and sand and supplied with fertilizers in 8 different combinations (cf. TAB. I).

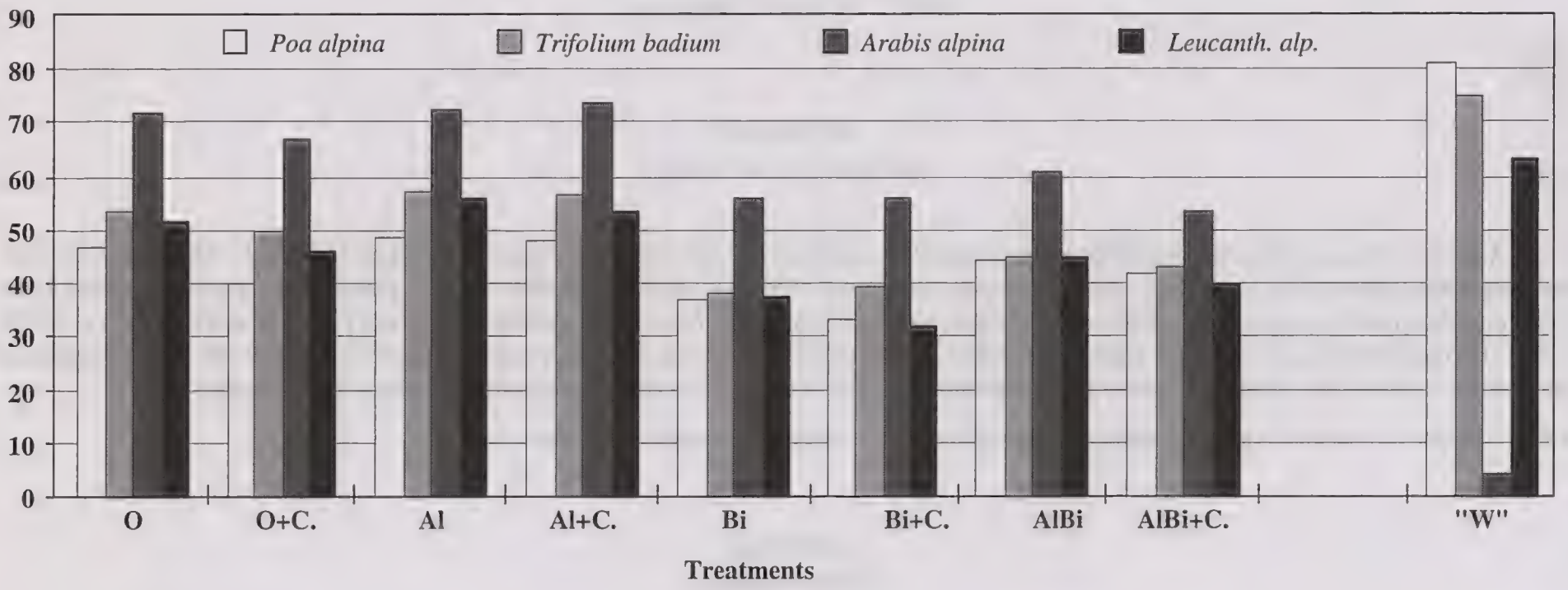


FIG. 1.– Germination rates of four "ski run attendant" plant species in the greenhouse on substrate as well as in the growth chamber in vitro ("W": warm summer period, i.e. 10 °C night and 20 °C daytime temperature simulated). Abbreviations of fertilizing treatments see Table I.
Pourcentages de germination de quatre espèces fréquentes sur des pistes du ski dans (a) une serre tempérée sur différents substrats et (b) dans une chambre climatisée ("W": simulation d'une période d'été chaude avec 10° C la nuit et 20° C le jour). Abréviations des traitements de fertilisation voir Tableau I.

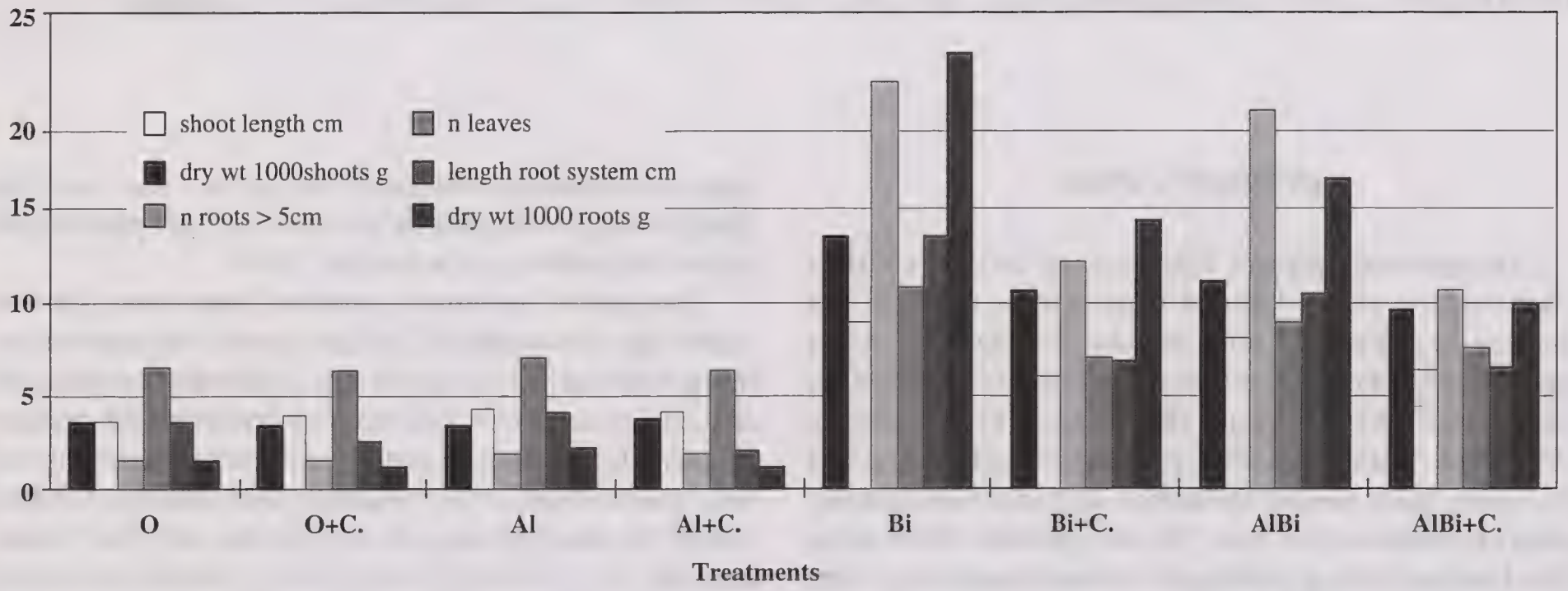


FIG. 2.– Growth response of *Poa alpina* to different fertilizer treatments. Abbreviations see Table I.
Croissance de Poa alpina, *selon différents traitements de fertilisation. Abréviations voir Tableau I.*

Source : MNHN

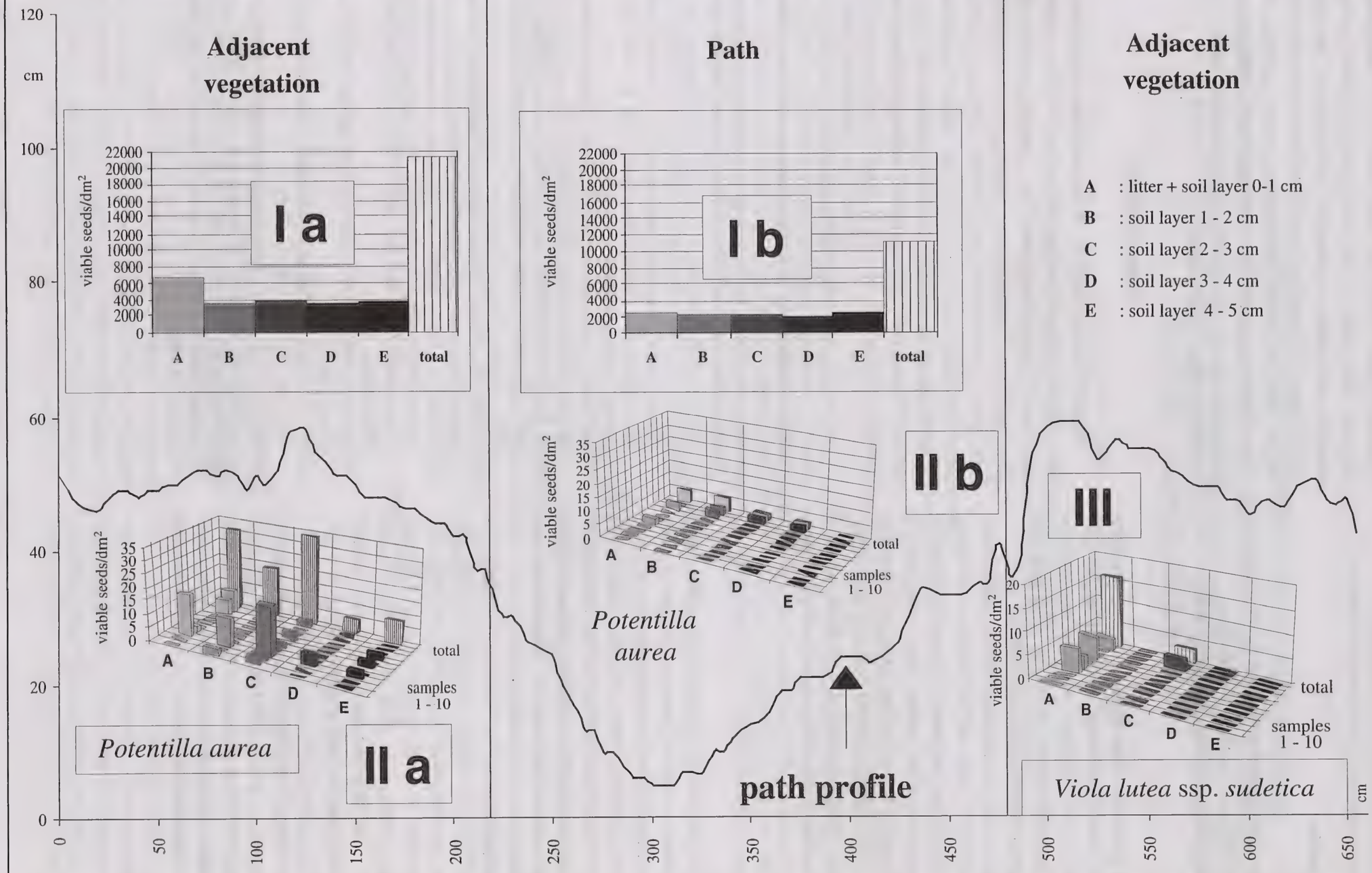


FIG. 3.– Profile of a mountain hikers' path at about 1900 m a.s.l. Graphs Ia, Ib: total amounts of viable seeds in 5 soil layers under an eroded patch of the path and in the undisturbed adjacent vegetation, respectively. IIa, IIb: seed banks of *Potentilla aurea* at the same sites, both totals as well as data of 10 parallel samples of each site. III: seed bank of the rare *Viola lutea* ssp. *sudetica* which is restricted to the undisturbed sites.

Profil d'un sentier à l'altitude de 1900 m. Ia, Ib: quantité totale des semences capables de germer dans 5 strates du sol sous un terrain érodé et sous la végétation non perturbée. II a, II b: comparaison de la banque des diaspores de Potentilla aurea *sur ces sites (quantité totale et à 10 profondant par site). III: banque des diaspores de l'espèce rare* Viola lutea *ssp.* sudetica, *limité au terrain non perturbé.*

Source : MNHN

TABLE I.– Abbreviations used in fertilizing experiments.
Abréviations employées pour les expérimentations de fertilisation.

Abbreviation for treatment.	
0	Control
C.	Competition by seeds of *Trifolium repens* and *Festuca rubra* s.l.
Al	Fertilization with calcareous powder of algal origin
Bi	Fertilization with an organic product containing NPK to improve soils

All fertilizer treatments were applied in concentrations recommended by the distributors of the products. The invitro-experiments took 100 days, whereas the germination test on soil substrate was followed by frost and heat resistance tests about 6 weeks after germination.

To document erosion on mountain hikers' paths, transects were laid across the path and its by-paths, and along them the erosion profile was measured. The spatial distribution of plant species along the transect was noted every 2 cm. Soil samples were taken under the damaged vegetation of the path and under the undisturbed adjacent vegetation. The germination of viable seeds out of 1 cm thick layers of these samples was observed in the greenhouse for 100 days.

RESULTS

As shown by KLUG-PÜMPEL & KRAMPITZ (1996) many species of semi-natural subalpine pastures, but also of other plant communities, established themselves on the ski runs. The seeded species, however, often died back after some seasons. Therefore natural recolonization processes should be supported by seeding autochton species instead of inadequate but cheap conventional seed mixtures (see also URBANSKA & SCHÜTZ, 1986; KRAUTZER, 1995).

Figure 1 gives an impression of how easily some of the "ski run attendant" species could be bred for economic use. Their germination rates are rather high. They germinate sufficiently and grow fast on a substrate with well balanced organic matter and fertilization. (*Poa alpina* stands as an example in FIG. 2.) And they lose surprisingly little of their temperature hardiness under these conditions (KLUG *et al.*, 1995).

A first impression of the diaspore associations in the soil of a path transect at about 1900 m a.s.l. is given in FIG. 3. At that site grows *Viola lutea* ssp. *sudetica*, a species very rare in Austria. The seed bank of this species was restricted to the uppermost soil layers in the undisturbed vegetation (graph 3/III), but was absent on or underneath the path. The seeds of the widespread *Potentilla aurea,* however, occurred in almost all soil layers of the path (where almost 20 cm of soil must have been eroded before) and in all layers of the undisturbed pasture. (graphs 3/II a, b). The total amount of viable seeds at the path (graph 3/I b), though only about half of the undisturbed site (3/I a), is still more than 10.000 seeds/m^2.

CONCLUSIONS

The self-healing capacity of the subalpine vegetation is not sufficient to repair damage by tourism within a reasonable time. It must be supported by a) seeding autochthon plant species to prevent further erosion, and b) protected from impact for some seasons after the seeding. It will be essential to breed in large quantities the seeds of autochton plants to repair the damage that the ignorance and negligence of former years have caused to landscapes throughout the Alps.

REFERENCES

BRAUN-BLANQUET, J., 1964.– *Pflanzensoziologie.* Springer Wien-New York.

DELARZE, R., 1994.– Dynamique de la végétation sur les pistes ensemencées de Crans-Montana (Valais, Suisse). Effets de l'altitude. *Bot. Helv,*. 104: 3-16.

GRABHERR, G., 1986.– Damage to vegetation by recreation in the Austrian and German Alps. *In:* Bayfield, N., & Barrow, G.G. (eds.): *Recreation Ecology Res. Group Rep., 9: 74-92.* Wye College, Ashford, England.

KLUG-PÜMPEL, B., & KRAMPITZ, Ch., 1996.– The plant cover of ski runs. *Die Bodenkultur,* 47(2): 97-109.

KLUG, B., SCHARFETTER, G., FLADL, M., & ZUKRIGL, S., 1995.– Alpenpflanzen auf dem Prüfstand. *Carinthia II* (53): 80-82.

KRAUTZER, B., 1995.– *Untersuchungen zur Samenvermehrbarkeit alpiner Pflanzen.* BAL Gumpenstein, Irdning. 76 pp.

KRAUTZER, B., 1996.– Alpine seed mixtures for recultivation in high mountain areas *(in German). Proceedings Internat. Symposium Interpraevent (5): 145-154.* Garmisch-Partenkirchen.

MESSERLI, P., 1989.– *Mensch und Natur im alpinen Lebensraum.* Haupt Stuttgart.

OZENDA, P., 1986.– *La végétation de la chaine alpine dans l'espace montagnard européen.* Masson Paris.

SCHIECHTL, H.M., 1980. - Erfahrungen mit Skipistenbegrünungen im Alpenraum. *Zeitschrift für Vegetationstechnik,* 3: 70-76.

URBANSKA, K.M., & SCHÜTZ, M., 1986. - Reproduction by seed in alpine plants and revegetation research above timberline. *Bot. Helv.,* 96: 43-60.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 305-310

COMPARAISON DENDROÉCOLOGIQUE DE *LARIX DECIDUA* MILL., *PINUS CEMBRA* L. ET *PINUS UNCINATA* MILL. EX MIRB., DANS L'ÉTAGE SUBALPIN DU BRIANÇONNAIS (HAUTES-ALPES, FRANCE)*

Véronique PETITCOLAS & Christian ROLLAND

Laboratoire des Écosystèmes Alpins, Centre de Biologie Alpine Université Joseph Fourier, BP 53 X, F-38041 Grenoble Cedex 9 (Richard.Michalet@ujf-grenoble.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

DENDROECOLOGICAL COMPARISON OF LARIX DECIDUA *MILL.*, PINUS CEMBRA *L. AND* PINUS UNCINATA *MILL. EX MIRB. IN SUBALPINE FORESTS AROUND BRIANÇON (HAUTES-ALPES, FRANCE).*

A dendroecological study was carried out in subalpine forests around Briançon on European Larch, Arolla Pine and Mountain Pine (12 populations), in 4 different ecological conditions defined by the geology and the exposure of the sites. The analysis of correlations between the ring-width indices and monthly meteorological data of Briançon permits us to show the important role of the hydrological balance in the summer of the year preceding the ring formation, and the specific behaviour of Larch (which takes not into account precipitation) in comparison with that of the two pines, whose reactions are similar: they prefer snowy winters especially on northern slopes. Exposure seems to be more important than geology to explain differences in reactions to climate.

KEY WORDS: Dendroecology - European Larch - Arolla Pine - Mountain Pine - Subalpine forests.

RÉSUMÉ
(travail original)

Une étude dendroécologique a été menée dans les forêts subalpines des environs de Briançon sur le mélèze, le pin à crochets et le pin cembro (12 populations au total), dans 4 conditions de station différentes définies par la roche-mère et l'exposition. L'analyse des corrélations entre les indices de croissance radiale et les données météorologiques mensuelles de Briançon a permis de mettre en évidence le rôle important du bilan hydrique estival de l'année précédant la formation du cerne, et le comportement très particulier du mélèze (indifférence aux précipitations) au regard des deux pins dont les réponses sont assez proches (préférence pour les hivers enneigés, surtout en ubac). L'exposition semble jouer un rôle plus important que la roche-mère pour expliquer les différences de réponses au climat.

MOTS CLÉS : Dendroécologie - Mélèze d'Europe - Pin cembro - Pin à crochets - Forêts subalpines.

INTRODUCTION

Cette étude dendroécologique porte sur les trois conifères constituant les peuplements forestiers du subalpin supérieur dans la région de Briançon : le mélèze (*Larix decidua* Mill.), le pin à crochets (*Pinus uncinata* Mill. ex Mirb.) et le pin cembro (*Pinus cembra* L.). L'analyse des réponses au climat de ces trois essences dans différentes conditions stationnelles devrait permettre une meilleure connaissance de leur écologie, et la mise en évidence d'éventuelles différences de comportement entre d'une part le mélèze, seul conifère européen à aiguilles caduques (RAMEAU, 1993), et d'autre part les deux pins aux aiguilles persistantes, fonctionnelles plusieurs années (3 à 5 ans pour le pin cembro, d'après CONTINI & LAVARELO, 1982). Ces résultats seront comparés à ceux d'autres auteurs portant sur les mêmes essences (TESSIER, 1981 ; HÜSKEN, 1994 ; URBINATI *et al.*, 1996 ; ROLLAND & SCHUELLER, 1994, 1996). Enfin, nous rechercherons si la méthode dendroécologique peut expliquer la plus faible extension du Pin cembro dans cette région au climat particulièrement sec (précipitations = 751 mm / an et température moyenne annuelle = 7,7 °C à Briançon).

* Manuscrit reçu le 7 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 25 septembre 1997.

Source : MNHN

ÉCHANTILLONNAGE ET MÉTHODES

Échantillonnage

Douze populations subalpines (quatre par essence) ont été étudiées dans trois secteurs géographiques proches de Briançon : le "col du Granon", le "bois des Ayes" et le "col de l'Izoard". Chaque essence a été échantillonnée dans deux expositions (adret et ubac), sur deux types de roche-mère (carbonaté et non carbonaté), ce qui définit quatre types de stations réparties sur 9 sites. Les caractéristiques de chaque population sont rassemblées dans le tableau I. Chaque population comprend 12 arbres dominants ou codominants, et 3 carottes par arbre sont prélevées.

Méthodes

Pour chaque population, des chronologies d'indices de croissance radiale ont été obtenues par standardisation des chronologies de largeurs de cernes (données brutes) au moyen d'une moyenne mobile d'ordre 7 (pondérée par 1, 2, 3, 4, 3, 2, 1 et centrée sur le cerne à transformer en indice) afin d'en extraire les variations de hautes fréquences (signal climatique). La standardisation a pour effet de retirer une grande part des autocorrélations qui existent dans les données brutes (TAB. I).

Des corrélations simples ont ensuite été calculées pour chacune des populations entre d'une part les chronologies maîtresses d'indices et d'autre part les données météorologiques mensuelles de Briançon (précipitations de 1927 à 1992 et températures moyennes de 1946 à 1992). On utilise ici tous les paramètres climatiques de l'année (n-1) qui précède l'année de formation du cerne en plus des 9 premiers mois de l'année (n), soit au total 21 mois.

RÉSULTATS

REMARQUES PRÉLIMINAIRES SUR LES PARAMETRES STATISTIQUES

• Bien qu'il soit décidu, le mélèze présente pour les données brutes des **fortes autocorrélations d'ordre 1** (coefficients Rb du tableau I), qui sont cependant systématiquement plus faibles que celles des pins. Ces autocorrélations dépendent donc en partie de phénomènes physiologiques (constitution de réserves, croissance des racines...)

TABLEAU I.– Caractéristiques des 12 populations.
code : **Ca** = *roche-mère carbonatée*, **Si** = *roche-mère non carbonatée*, **S** = exposition *Sud*, **N** = exposition *Nord*
Lar = *Larix decidua*, **Cem** = *Pinus cembra*, **Unc** = *Pinus uncinata*
arbres : hauteur moyenne et âge moyen
séries : **N** = *nombre de carottes*
c. m. = *cerne moyen (1/100 mm)*; **e. t.** = *écart type*
SMci = *moyenne des sensibilités moyennes des chronologies individuelles*
SMcm = *sensibilité moyenne des chronologies maîtresses*
CI = *coefficient d'interdatation = SMcm / SMci*
valid. = *validité statistique de CI soit* CI x 3,29 / $N^{1/2}$
Si valid. >=1, alors CI est significatif au seuil 0,001
Rb = *moyenne des coefficients d'autocorrélation d'ordre 1 des chronologies élémentaires des données brutes*
Ri = *coefficient d'autocorrélation d'ordre 1 des chronologies maîtresses d'indices*

Characteristics of the 12 populations.
code : **Ca** = *calcareous bedrock*, **Si** = *siliceous bedrock*, **S** = *southern slope*, **N** = *northern slope*
Lar = *Larix decidua*, **Cem** = *Pinus cembra*, **Unc** = *Pinus uncinata*
arbres : mean height and mean age of trees
séries : **N** = *number of cores*
c. m. = *mean ring (1/100 mm)*; **e. t.** = *standard deviation*
SMci = *mean of the mean sensitivities of the individual chronologies*
SMcm = *mean sensitivity of the master chronologies*
CI = *crosdating coefficient = SMcm / SMci*
valid. = *statistical validity of CI = CI / (3,29 / √N).*
If valid. >=1, then CI is significant at level 0,001
Rb = *mean of the first-order autocorrelation coefficients of the elementary chronologies of ring-width*
Ri = *first-order autocorrelation coefficient of the master chronologies of indices.*

Population code			Caractéristiques des sites nom	roche-mère	exposition	altitude (m)	pente (°)	Arbres hauteur (m)	âge (an)	Caractéristiques des séries N	c. m.	e. t.	SMci	SMcm	CI	valid.	Rb	Ri
1	CaS-	Cem	Ayes 1	éboulis calcaire	SO	2300	24	11,5	98	36	193	± 61	0,19	0,14	0,75	1,37	0,66	-0,22
2		Lar	Izoard 2	cargneules	O/SO	2250	23	12	57	36	211	± 77	0,24	0,18	0,735	1,34	0,61	-0,12
3		Unc						10,5	83	36	196	± 74	0,17	0,13	0,753	1,37	0,82	-0,21
4	CaN-	Cem						15	223	36	67	± 39	0,21	0,15	0,726	1,32	0,87	-0,24
5		Lar	Izoard 1	moraine calcaire	N/NE	2150	14	21	235	36	69	± 38	0,33	0,26	0,780	1,42	0,78	0,00
6		Unc						18	204	35	79	± 41	0,18	0,11	0,615	1,11	0,88	-0,17
7	SiS-	Cem	Ayes 2	quartzites	O/SO	2200	37	13	189	36	98	± 44	0,23	0,16	0,720	1,31	0,74	-0,31
8		Lar	Granon 1	moraine (grès Houiller)	SO	2250	22	16	235	36	87	± 45	0,33	0,26	0,780	1,42	0,72	0,07
9		Unc	Granon 2	éboulis (grès Houiller)	S	2300	18	13	120	36	121	± 55	0,19	0,13	0,691	1,26	0,83	-0,20
10	SiN-	Cem	Ayes 3	schistes	N	2300	20	12,5	175	36	155	± 55	0,20	0,13	0,660	1,20	0,71	-0,24
11		Lar	Granon 3	moraine (grès Houiller)	N	2250	26	12,5	237	33	63	± 34	0,33	0,23	0,700	1,22	0,73	-0,10
12		Unc	Granon 4	éboulis (grès Houiller)	N/NO	2250	17	14,5	196	36	87	± 43	0,17	0,11	0,609	1,11	0,87	-0,24

Source : MNHN

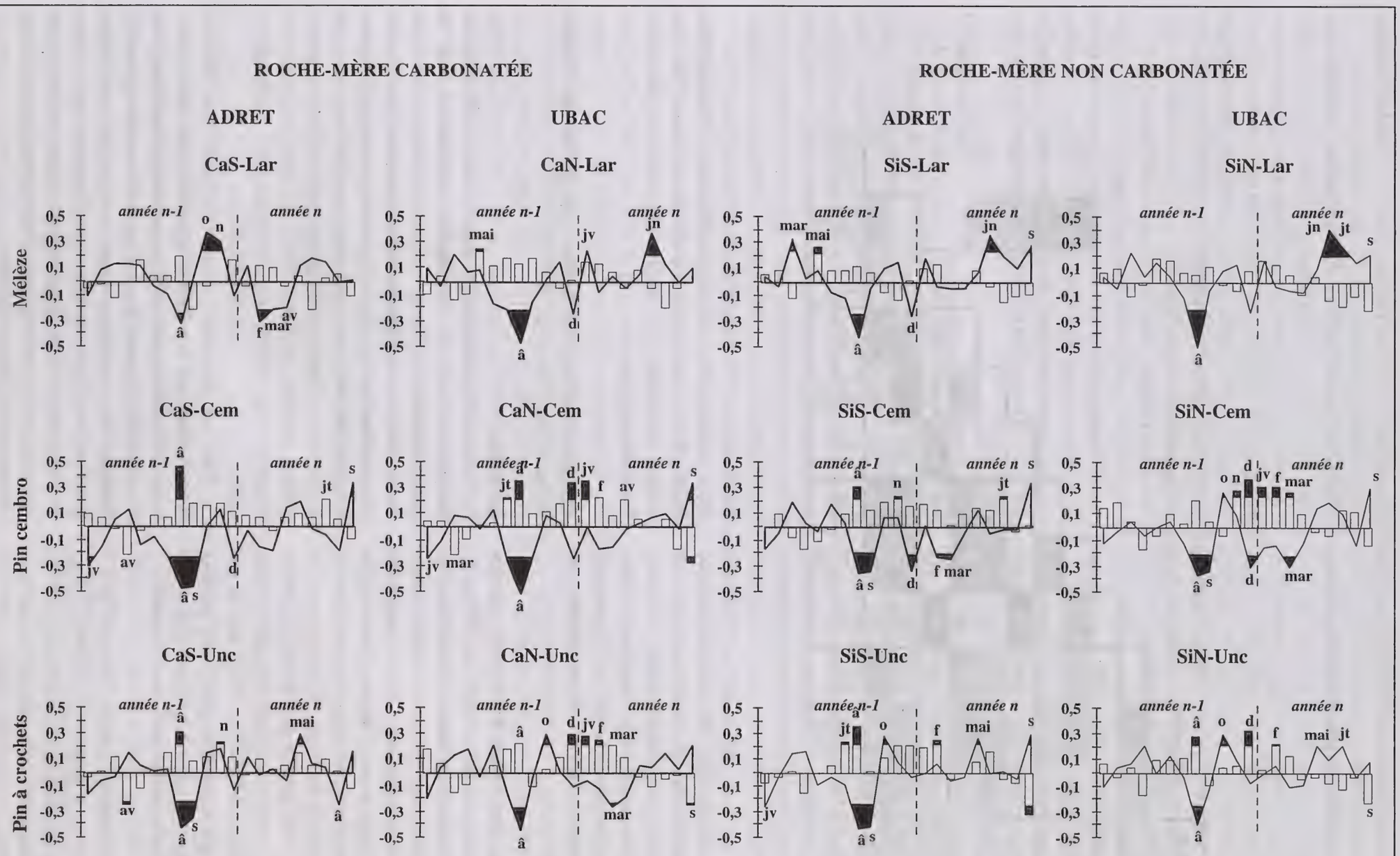


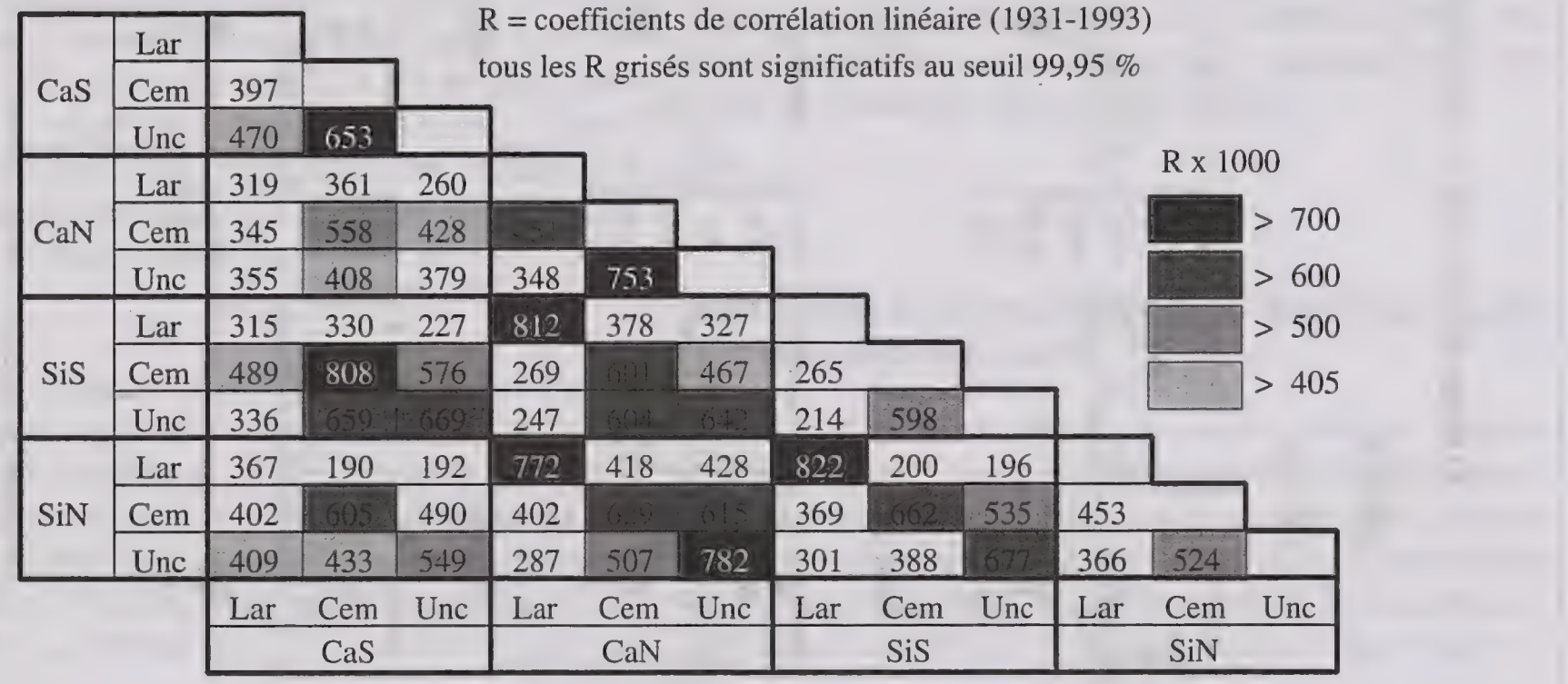
FIG. 1.– Corrélations entre les indices de croissance et les précipitations et températures moyennes de janvier (n-1) à septembre (n), calculées avec les données météorologiques mensuelles de Briançon : barres pour les précipitations (1927-1992) ; courbes pour les températures (1946-1992). Les zones noircies correspondent aux corrélations significatives au seuil 0,95.

Correlations between growth indices and precipitation and mean temperatures from january (n-1) to september (n), calculated with monthly meteorological data of Briançon: bars for precipitations (1927-1992); curves for temperatures (1946-1992). Blacked zones correspond to significant correlations at level 0,95.

Source : MNHN

TABLEAU II.– Coefficients de corrélation linéaire (R) entre les chronologies maîtresses d'indices. Légende : Ca, Si, S, N, Lar, Cem, Unc : se reporter au tableau I.

Linear correlation coefficients (R) between the ring-width indices master chronologies. Légend : Ca, Si, S, N, Lar, Cem, Unc : see table I.



non liés à la persistance des aiguilles. Notons toutefois que les autocorrélations observées dans les données brutes sont également liées à la tendance d'âge (diminution de la croissance radiale liée à l'âge des arbres). En revanche, les autocorrélations dans les séries d'indices (Ri) sont généralement négatives mais assez faibles en valeur absolue, en particulier pour le mélèze.

• **Les coefficients de corrélation linéaire** des chronologies d'indices des 12 populations prises 2 à 2 (TAB. II) mettent en évidence le rôle prédominant de l'essence sur la roche-mère ou l'exposition pour expliquer le degré de ressemblance des différentes populations. L'homogénéité des chronologies d'indices des 4 populations d'une même essence apparaît en effet assez forte malgré l'hétérogénéité des conditions stationnelles (R **intra**spécifiques moyens de 0,568 pour le mélèze, 0,644 pour le pin cembro, et 0,616 pour le pin à crochets). Le mélèze apparaît très différent des deux pins (R interspécifiques moyens de 0,357 avec le pin cembro et 0,310 avec le pin à crochets), tandis que les deux pins semblent au contraire assez proches (R **inter**spécifique moyen de 0,540 entre le pin cembro et le pin à crochets).

• Le pin cembro, considéré comme étant difficile à interdater par de nombreux auteurs (TESSIER, 1981 ; SCHWEINGRUBER, 1993) en raison des multiples "cernes doubles" et des variations d'épaisseur existant au sein d'un même anneau de croissance, a ici pu être interdaté correctement comme le montrent les **coefficients d'interdatation élevés** (TAB. I). Au vu des corrélations obtenues (FIG. 1), il s'avère même être parfaitement utilisable pour des études dendroécologiques.

CORRÉLATIONS ENTRE LES LARGEURS DE CERNES ET LE CLIMAT (FIG. 1)

Le mélèze

Les quatre populations n'apparaissent sensibles qu'aux températures (**pas de corrélation significative avec les précipitations**). CaN-Lar, SiS-Lar et SiN-Lar présentent des profils de corrélations très comparables : leur croissance radiale est corrélée négativement avec les températures de **l'été (n-1)**, et positivement à celles de la saison de végétation (n) (**juin et juillet**), comme l'ont observé pour le mélèze subalpin TESSIER (1981) en Vanoise (France) et URBINATI *et al.,* (1996) avec les températures maximales en Italie.

CaS-Lar, par contre, montre un profil assez différent (par exemple des corrélations positives avec les températures de l'automne (n-1)). Cette population étant très jeune, il est difficile de savoir à quels paramètres attribuer ces différences. On peut noter cependant que ces corrélations positives avec les températures de l'automne (n-1) ressortaient de manière plus générale pour l'ensemble des populations de mélèze en utilisant d'autres méthodes de calcul (PETITCOLAS & ROLLAND, 1996).

Source : MNHN

Le pin cembro

• Les corrélations avec les températures sont peu différentes pour les quatre populations. On retrouve des corrélations négatives avec les températures de l'été (n-1), mais associées ici à des corrélations positives avec les précipitations surtout en adret (rôle du bilan hydrique). On peut noter également une préférence pour les hivers froids et une prolongation de la croissance en septembre lorsque les températures restent élevées.

• Les corrélations avec les précipitations mettent en évidence des différences bien marquées selon l'exposition : fortes corrélations positives avec les **précipitations hivernales** de novembre à mars en ubac (enneigement), et influence positive des **pluies de juillet en adret**, mois le plus sec dans cette région (42 mm à Briançon).

Le pin à crochets

Les corrélations avec le climat du pin à crochets sont assez proches de celles du pin cembro. On retrouve pour les quatre populations le rôle du bilan hydrique de l'été (n-1) (août et septembre). Des résultats similaires ont été obtenus par ROLLAND & SCHUELLER (1994) dans les Pyrénées orientales sèches. Le rôle positif des précipitations hivernales ressort également mais avec une réponse beaucoup moins contrastée en fonction de l'exposition que chez le pin cembro.

L'influence positive des précipitations hivernales chez les deux pins est probablement liée à la constitution de **réserves en eau** sous forme de neige et dans le sol, qui serviront à la croissance l'été suivant. Ce phénomène est plus marqué dans les ubacs où la persistance du manteau neigeux et des sols souvent plus profonds permettent à cette réserve d'être encore utilisable lors de la saison de végétation suivante. C'est d'ailleurs sur roches carbonatées, où les sols diffèrent beaucoup selon l'exposition, que ce contraste adret/ubac est le plus fort. L'étude en cours des sols de chacune des stations permettra d'approfondir cette hypothèse.

Pour les trois essences étudiées, la réponse sur calcaire ressemble à celle obtenue sur roche-mère non carbonatée. **Le rôle joué par l'exposition prédomine donc nettement sur celui joué par la roche-mère**, ce qui est conforme à ce qu'ont trouvé ROLLAND & SCHUELLER (1996) pour le pin à crochets dans la même région.

CONCLUSIONS

La croissance des conifères dans l'étage subalpin du Briançonnais dépend non seulement du climat pendant la période de croissance (besoin de chaleur pour prolonger la croissance à la fin de la saison de végétation, sensibilité à la sécheresse en juillet pour les populations de pin cembro en adret), mais aussi et surtout du climat de l'année précédente, notamment par le rôle déterminant du **bilan hydrique de l'été (n-1)** et la **constitution de réserves en eau pendant l'hiver**. La croissance des pins, encore plus que celle du mélèze, semble fortement liée aux conditions climatiques de l'année précédente.

Ces résultats confirment l'hypothèse de départ quant à l'importance que peut jouer le caractère décidu ou persistant des aiguilles dans la réponse au climat des arbres. Le mélèze, qui perd ses aiguilles tous les ans, présente un **comportement très particulier** : il est indifférent aux précipitations et n'apparaît sensible au réchauffement printanier qu'à partir du mois de juin, comme *Larix leptolepis* Gord. au Japon (ORIBE & KUBO, 1997). Les deux pins, aux aiguilles persistantes, ont des comportements assez proches notamment par leur réponse positive aux précipitations hivernales, surtout en ubac, l'exposition jouant un rôle plus important sur roche-mère calcaire (ceci est sans doute lié à la formation de réserves en eau sous forme de neige et dans le sol).

Il convient cependant d'être prudent en ce qui concerne l'interprétation des corrélations du mélèze en raison des réductions cycliques de croissance dues aux **attaques de la tordeuse grise** (*Zeiraphera diniana* Gn.), très nettement observées sur les populations étudiées. Il est possible que les effets de ce parasite expliquent pour une part les faibles réponses du mélèze aux précipitations, et interfèrent dans le calcul des corrélations (BOVEY & GRISON, 1975 ; SCHWEINGRUBER, 1979).

Les résultats concernant la comparaison des modalités écologiques doivent également être considérés avec prudence et comme exploratoires puisque nous ne disposons que d'une répétition pour chacune d'elles. Notons toutefois que des différences assez nettes liées à l'exposition persistent quelle que soit la roche-mère.

En ce qui concerne les raisons de la plus faible extension du Pin cembro qui reste, dans cette région au climat très sec, cantonné dans quelques stations du subalpin supérieur surtout en ubac, on peut noter son comportement mésophile qui ressort nettement de l'examen des corrélations cernes-climat. Ceci pourrait en partie expliquer qu'il ne descende pas dans les étages inférieurs, tandis que sa relative rareté dans l'étage subalpin semble plutôt liée à l'action anthropique (CONTINI & LAVARELO, 1982).

BIBLIOGRAPHIE

BOVEY, P & GRISON, P, 1975.– La tordeuse grise (*Zeiraphera diniana* Gn.), important ravageur des Mélézins alpins. *Travaux scientifiques du Parc National de la Vanoise*, 6 : 115-140.

CONTINI, L. & LAVARELO, Y., 1982.– *Le Pin cembro* (*Pinus cembra* L.). *Répartition, écologie, sylviculture, et production*. Ed. INRA, Paris : 197 p.

HÜSKEN, W., 1994.– Dendrochronologische und ökologische Studien an Nadelhölzern im Gebiet der Pragser Dolomiten (Südtirol / Italien). *Dissertationes Botanicae*, Berlin, Stuttgart, 215 : 183 p.

Source : MNHN

ORIBE, Y., KUBO, T., 1997.– Effects of heat on cambïal reactivation during winter dormancy in evergreen and deciduous conifers. *Tree Physiology*, 17 : 81-87.

PETITCOLAS, V., ROLLAND, C., 1996.– Dendroecological study of three subalpine conifers in the region of Briançon (French Alps). *Dendrochronologia*, 14 : 247-253.

ROLLAND, C., SCHULLER, J., 1994.– Relationships between Mountain Pine and climate in the french Pyrenees (Font-Romeu) studied using the radiodensitometrical method. *Pirineos*, 143/144 : 55-70.

ROLLAND, C., SCHULLER, J., 1996.– Dendroclimatologie du pin à crochets (*Pinus uncinata* Mill. ex Mirb.) dans le Briançonnais et le Queyras en fonction des conditions stationnelles. *Schweiz-Z. Forstwes.*, 147, 5 : 351-363.

SCHWEINGRUBER, F.H., 1979.– Auswirkungen des Lärchenwicklerbefalls auf die Jahrringstruktur der Lärche. *Schweiz-Z. Forstwes.*, 130 : 1071-1093.

SCHWEINGRUBER, F.H., 1993.– Dendroecological sampling strategies for radiodensitometric networks in northern hemisphere Subalpine and Boreal zones. *Palaeoclimate Research*, 9 : 205-209.

TESSIER, L., 1981.– Contribution dendroclimatologique à la connaissance écologique du peuplement forestier des environs des chalets de l'Orgère (Parc national de la Vanoise). *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise*, 11 : 29-61.

URBINATI, C., CARRER, M., ANFODILLO, T. & RENTO, S., 1996.– Dendroecologia al limite superiore del bosco : dinamismi di accrescimento e fattori climatici. *Dendronatura*, 17 : 41-50.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 311-316

RECOLONISATION VÉGÉTALE POST-ÉRUPTIVE EN MONTAGNE TROPICALE INSULAIRE. LE CAS DE LA SOUFFRIERE DE GUADELOUPE (FRANCE) : 1977-1996*

Jacques PORTECOP & Félix LUREL

Université des Antilles et de la Guyane, Faculté des Sciences Exactes et Naturelles
Laboratoire de Biologie et Physiologie Végétales, 97159 Pointe-à-Pitre Cedex, Guadeloupe.
(Jacques.Portecop@univ.ag.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

THE RECOLONISATION OF PLANT-LIFE AFTER VOLCANIC ERUPTIONS IN MOUNTAINOUS TROPICAL ISLES.
Following a first study and carried out on the geographical distribution of fourteen properly selected taxa (SASTRE et al., 1983), the recolonisation of plant-life on La Soufrière volcano following the 1977 phreatic eruption formed the object of a sustained investigation on an annual bases from 1979 to 1982, then spaced over two years, in 1986 and 1996. Carried out from eight sites located at the base and the summit of the dome affected by the acid ash deposits of the eruption, this study, made manifest, at the level of the various stations of the devastated zone, the pioneering role and the behavior of certain species as well as the dynamics of succession in connection to the more acid soils durability of the summit.

KEY WORDS: Volcanic activity - Damage - Soil acidity - Vegetation recovery - Succession - Soufrière - Guadeloupe.

RÉSUMÉ
(travail original)

Succédant à une première étude effectuée sur la distribution spatiale de quatorze espèces indicatrices (SASTRE et al., 1983), la recolonisation végétale du volcan de La Soufrière après l'éruption phréatique de 1977, a fait l'objet d'un suivi annuel de 1979 à 1982, puis de deux nouveaux inventaires en 1986 et 1996. Réalisée à partir de huit stations situées à la base et au sommet du dôme affecté surtout par les dépôts de cendres acides de l'éruption, cette étude a permis de mettre en évidence au niveau des stations de la zone détruite, le rôle pionnier et le comportement de certaines espèces ainsi que la dynamique de succession influencée par une acidité des sols plus durable au niveau du sommet.

MOTS CLÉS : Volcanisme - Dégâts - Acidification du sol - Recolonisation végétale - Succession - Soufrière - Guadeloupe.

INTRODUCTION

Peu après l'éruption phréatique de La Soufrière en 1976-1977 quelques études ont été réalisées à propos des dégâts et de la recolonisation végétale (SASTRE, 1978; STEHLE, 1979-1980; HOWARD *et al.*, 1980; SASTRE *et al.*, 1983; BLANCHARD *et al.*, 1984).

Le suivi de huit stations localisées dans des zones de dégâts différents établies par SASTRE *et al.*, (1983) nous a permis d'étudier la recolonisation végétale sur une période longue de presque vingt ans.

Nous nous proposons d'une part, d'approfondir les modalités de celle-ci et d'apprécier d'autre part, l'effet de la durabilité de l'acidité des sols.

En effet cette acidité rémanente due à l'oxydation des pyrites et aux teneurs élevées en Aluminium échangeable des cendres avait été signalée par CABIDOCHE *et al.*, (1982 et 1987) comme facteur influençant la recolonisation végétale.

MÉTHODES

Pour cette étude, se déroulant à plus long terme, huit stations correspondant à des carrés de 4 m x 4 m ont été utilisées. Sept d'entre elles sont situées sur les transects établis par SASTRE *et al.*, (1983) en zone de végétation détruite : Vd, d'une part à la base du dôme, d'autre part au sommet. Une station (4-1) située sur un transect en zone de végétation intacte : Vi peut être considérée comme témoin (FIG. 1).

* Manuscrit reçu le 12 novembre 1996; version révisée acceptée pour publication le 5 novembre 1997.

Source : MNHN

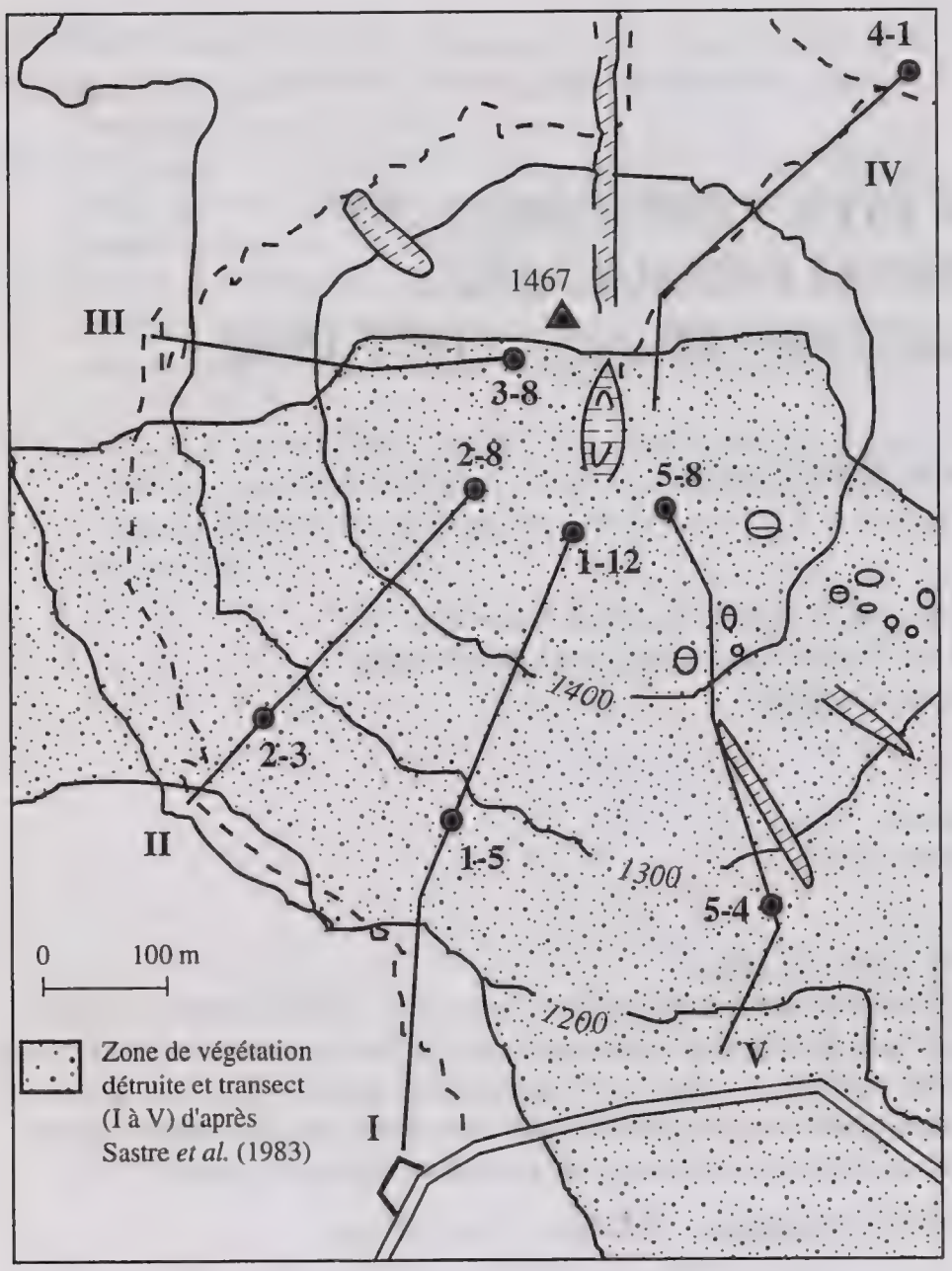


FIG. 1.– Localisation des stations d'études.
Study site locations.

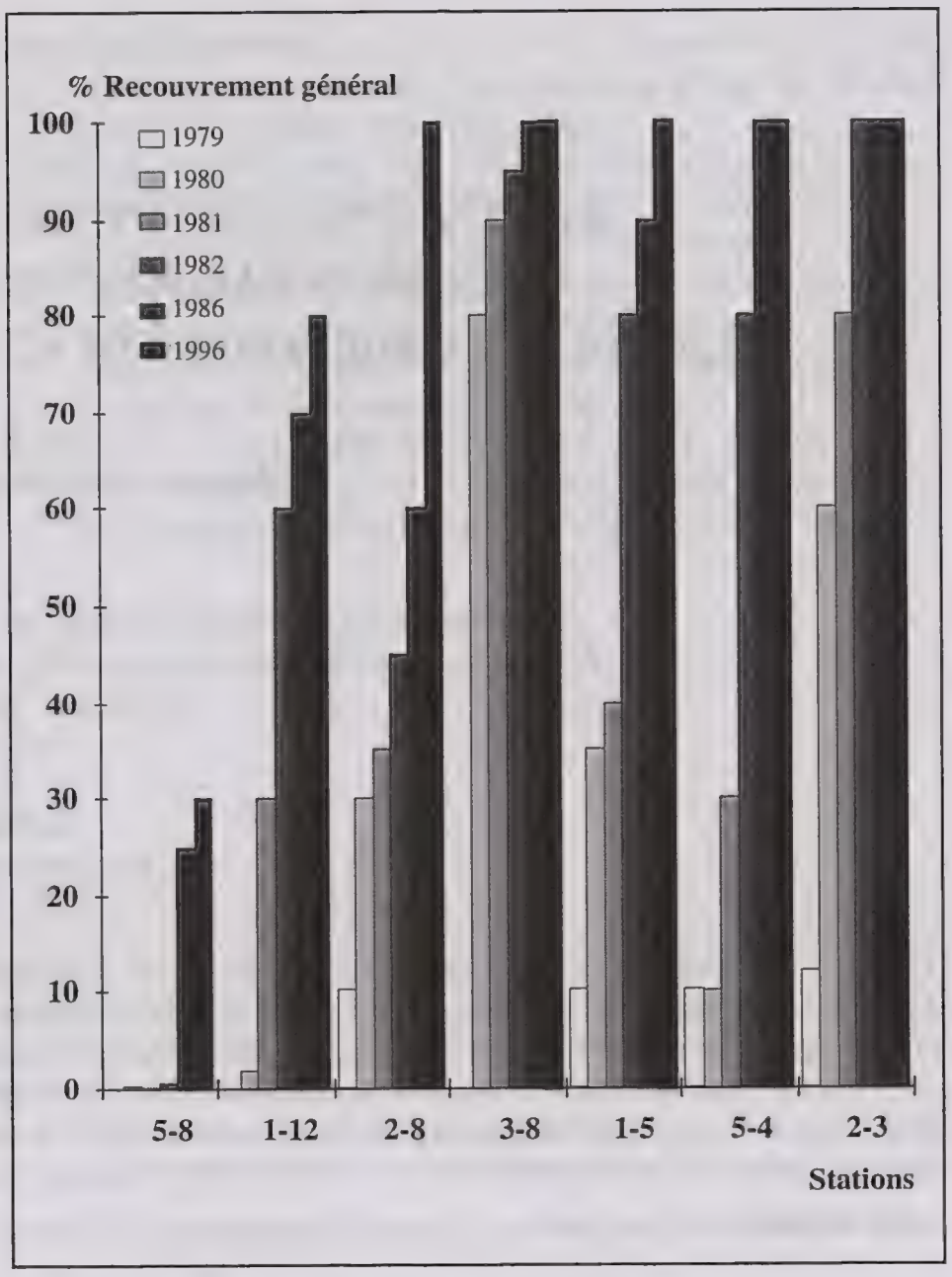


FIG. 2.– Évolution du recouvrement global.
Evolution of the overall corver.

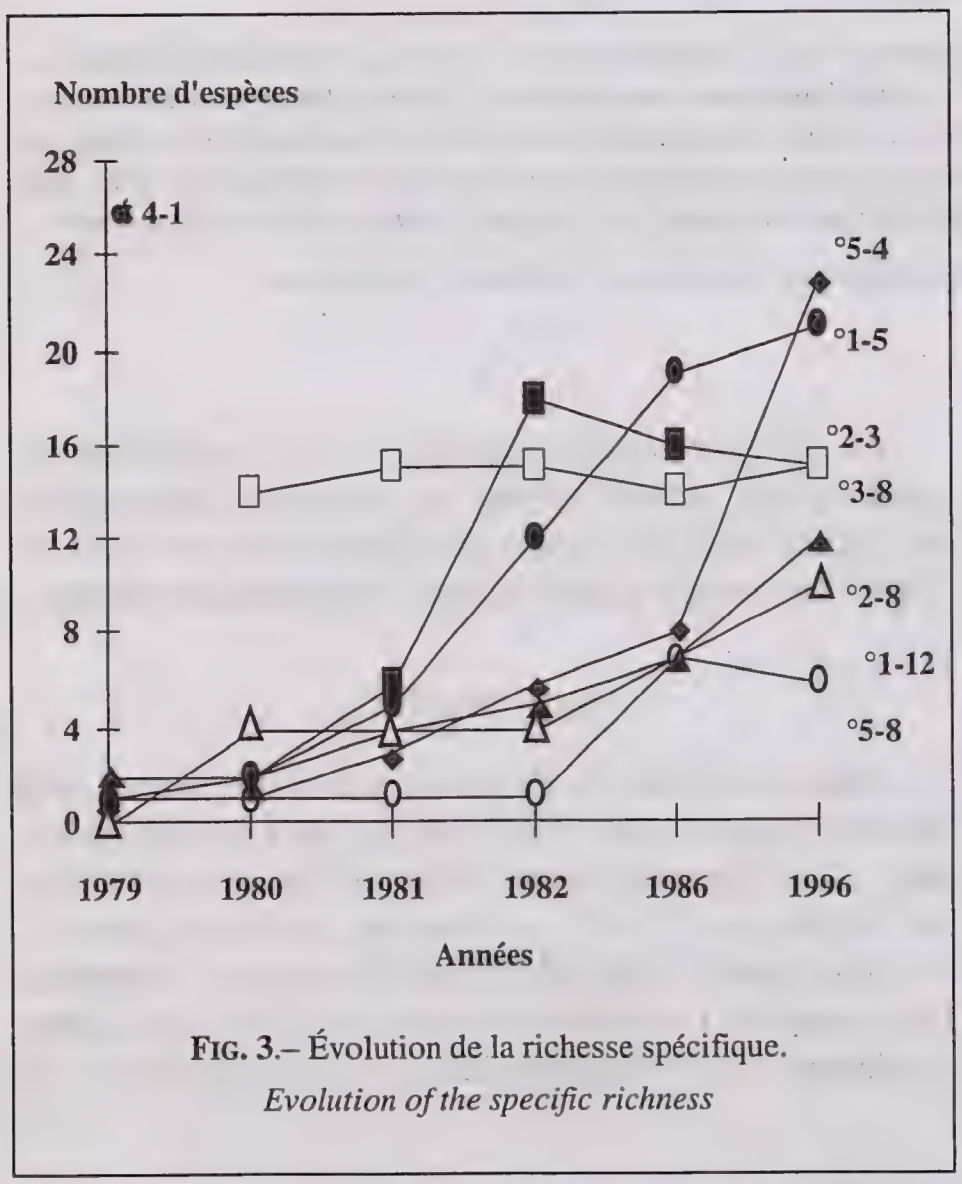


FIG. 3.– Évolution de la richesse spécifique.
Evolution of the specific richness

Pour chacune des stations, il a été procédé annuellement de 1979 à 1982, puis en 1986 et 1996, à un dénombrement exhaustif des espèces vasculaires par échantillonnage avec grille de dénombrement, et à l'évaluation du recouvrement des bryophytes et lichens.

Des mesures de pH ont été effectuées d'une part "*in situ*" à l'aide du papier pH, d'autre part au laboratoire au pHmètre (pH "eau") au niveau des stations afin de vérifier l'évolution de l'acidité du sol dont les faibles valeurs de 3,3 à 3,7 relevées par CABIDOCHE *et al.*, (1982), BLANCHARD *et al.*, (1984) étaient considérées par ces auteurs comme un facteur limitant de la recolonisation.

Les informations recueillies se prêtent au calcul de certaines mesures permettant d'apprécier les modalités de la stratégie de recolonisation. Ce sont le recouvrement global, la richesse spécifique, les fréquences spécifique, absolue et relative des espèces. Les données floristiques ont été traitées par classification hiérarchique ascendante établie à partir d'une matrice de distance de DICE sur la présence-absence des espèces et avec un lien d'agrégation moyen [logiciel ECODATA V 3-1 mis au point par BOUCHON (1992)]. Les flores utilisées en matière de nomenclature sont celles de FOUCAULT (1977) pour les bryophytes et de FOURNET (1978) pour les phanérogames.

Source : MNHN

ESPECES	FRÉQ. 1979	FRÉQ. 1980	FRÉQ. 1981	FRÉQ. 1982	FRÉQ. 1986	FRÉQ. 1986
Microdus guadalupensis	IV	V	V	V	IV	III
Pitcaimia bifrons	I	II	II	III	III	III
Jungermania succulenta		II	IV	IV	IV	III
Blechnum violaceum		I	III	III	III	IV
Isachne rigidifolia		I	I	II	IV	IV
Tibouchina ornata		I	I	I	IV	V
Gleichenia furcata		I	I	II	III	IV
Macherina restioides		I	II	II	IV	III
Stereocaulon vulcani		I	II	IV	III	II
Rhynchospora longiflora		I	I	I	III	III
Viola stipularis		I	I	I	III	III
Clibadium erosum		I	I	I	II	III
Lycopodium clavatum		I	I	I	I	II
Campilopus richardii		I	I	III	II	
Trentepolia sp.		I	I	I	I	
Pityrogramma chrysophylla			I	II	II	I
Guzmania plumieri		I	I		I	III
Nephrolepis rivularis		I	I			I
Eleocharis maculosa			II	I	I	
Hypolepis repens			I	I	I	
Lycopodium cernuum				II	III	III
Rhynchospora polyphylla				II	III	II
Charianthus alpinus				I	II	III
Ischaemum latifolium				I	II	III
Weinmannia pinnata				I	I	II
Lycopodium sieberianum					I	III
Dicranopteris pectinata					I	III
Psychotria guadalupensis					I	III
Sauvagesia erecta					II	II
Gaultheria domingensis					I	II
Miconia coriacea					I	II
Ilex macfadyenii					I	I
Erechtites hieracifolia				I	II	
Pogonatum tortile				I	I	
Grammitis taenifolia				I		I
Miconia trichotoma			I			I
Selaginella tenella			I	I		
Isostachys erhythroriza		I		I		
Pterolepis glomerata				I		
Rubus rosiaolius				I		
Conyza bonariensis				II		
Cochlidium seminudum					I	
Dicranella perotteti					I	
Gleichenia bifida					I	
Schwartzia spiciflora					I	
Cnemidaria grandifolia						III
Sphagnum sp.						III
Symphysia racemosa						II
Hillia parasitica						I
Lobelia stricta						I
Freziera undulata						I
Baccharis pedunculata						I
Myrsine coriacea						I
Besleria lutea						I
Clusia mangle						I
Schefferia attenuata						I
Miconia globuliflora var. *vulcanica*						I
Peperomia tenella						I
Pilea rivoirae						I

RÉSULTATS

ÉVOLUTION DU RECOUVREMENT GLOBAL

L'évolution du recouvrement global (FIG. 2), montre qu'en 1996 les stations sommitales 5-8 et 1-12 n'atteignent pas encore un recouvrement total. Leur proximité par rapport aux émissions de cendres en est sans doute la cause. En effet, le pH mesuré des sols reste à 3,5.

ÉVOLUTION DE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE

L'évolution de la richesse spécifique (FIG. 3) montre que les stations basses sont les plus riches et présentent donc une évolution vers un stade plus proche de l'état antérieur. Elle est sans doute en relation avec l'évolution du pH de leurs sols qui atteint des valeurs plus élevées de 4,5 à 5.

ÉVOLUTION DE L'INDICE DE PRÉSENCE SPÉCIFIQUE

Le nombre global d'espèces répertoriées dans l'ensemble des stations est de 60. Il correspond aux groupes suivants : Algue = 1 ; Mousse et Lichens = 7 ; Fougères = 13 ; Monocotylédones = 7 et Dicotylédones : 32.

L'analyse du tableau I correspondant à l'évolution de l'indice de présence spécifique dans les stations de la zone détruite, permet de mettre en évidence un cortège d'espèces toujours présentes et qui constituent des espèces pionnières mais qui se maintiennent dans le cortège floristique d'un stade plus évolué. Ce sont : le Lichen *Stereocaulon vulcani* ; les Bryophytes *Microdus guadaloupensis* et *Jungermania succulenta* ; les Ptéridophytes *Blechnum violaceum*, *Gleichenia furcata* et *Lycopodium clavatum* ; les Angiospermes monocotylédones *Isachne rigidifolia*, *Pitcairnia bifrons* et *Rhynchospora longiflora* ; les dicotylédones *Tibouchina ornata*, *Viola stipularis* et *Clibadium erosum*. Seuls 4 taxons sont communs aux quatorze espèces qualifiées d'indicatrices du cortège végétal altitudinal par SASTRE *et al.* (1983). Ce sont : *Jungermania succulenta, Machaerina restioïdes, Isachne rigidifolia* et *Pitcairnia bifrons*. Les autres espèces pionnières et indicatrices sont donc révélées par notre tableau. Il met en outre en évidence deux groupes de plantes apparaissant ultérieurement et qui caractérisent la maturation de la végétation. Il s'agit des groupes à *Lycopodium cernuum* et à *Lycopodium sieberianum*.

TABLEAU I.– Évolution de l'indice de présence spécifique. de 1979 à 1996. I à V = Classes d'indice de présence

Evolution of the specific presence index to 1979 to 1996.

Source : MNHN

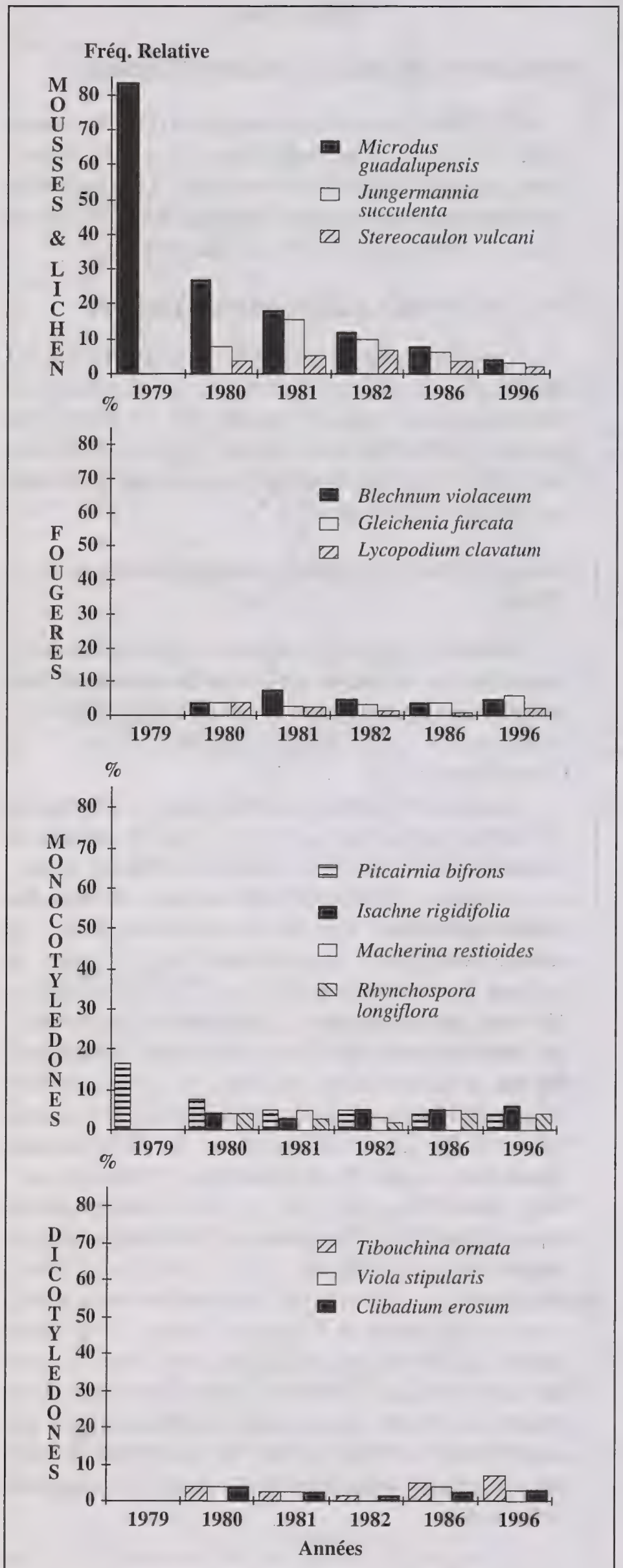


FIG. 4.– Évolution de la fréquence des espèces pionnières.
Evolution of the pioneer species frequency.

ÉVOLUTION DE LA FRÉQUENCE DES ESPÈCES PIONNIERES

La figure 4 montre en effet que les Mousses et notamment *Microdus guadaloupensis* sont les plus fréquentes jusqu'en 1986. *Tibouchina ornata, Isachne rigidifolia* et *Gleichenia furcata* prennent ensuite le relais.

ÉVOLUTION DE LA FRÉQUENCE RELATIVE DES ESPECES PIONNIERES

Elle constitue un élément intéressant d'appréciation du comportement des groupes d'espèces au cours de la recolonisation. On notera (FIG. 5) une dominance de la Mousse *Microdus guadaloupensis* dès 1979 qui va diminuer régulièrement. Parmi les autres espèces, *Pitcairnia bifrons* se manifeste en 1979-1980, puis *Blechnum violaceum* en 1981 suivi en 1986 par *Isachne rigidifolia* et *Machaerina restioïdes*, enfin *Tibouchina ornata* s'individualise ultérieurement.

ÉVOLUTION DES SPECTRES BIOLOGIQUES

L'évolution du pourcentage des types biologiques dans les différentes stations est représentée par la figure 6. La comparaison avec à la station témoin 4-1 à végétation intacte, permet de constater que la reconstitution du tapis végétal dans les stations basses, est dominée au cours des deux premières années par les Hémicryptophytes qui s'estompent ensuite au profit des Chaméphytes et des Nanophanérophytes. À l'exception de la station 3-8 plus éloignée des sources d'émissions volcaniques solides de 1976-1977, les stations des parties sommitales sont dominées jusqu'en 1996 par les Hémicryptophytes et les Chaméphytes.

ÉVOLUTION DE LA COMPOSITION FLORISTIQUE DES STATIONS ET APPRÉCIATION DE LEUR SIMILARITÉ

Elle a été réalisée par une classification hiérarchique ascendante sur une distance de DICE et un algorithme du lien moyen.

Le dendrogramme de la figure 7 montre la complexification croissante de la composition floristique au fil des années. Les espèces pionnières telles que la Mousse *Microdus guadaloupensis,* les Monocotylédones *Pitcairnia bifrons* et *Machaerina restioïdes* sont caractéristiques des groupements de début de colonisation, c'est-à-dire sur sol nu et à forte acidité, le relais étant pris par des groupements à Lycopodes : *Lycopodium clavatum, Guzmania plumieri,* suivi plus tardivement par des Dicotylédones ligneuses telles que : *Weinnemania pinnata, Ilex Macfadyenii* et *Freziera undulata* qui donnent à la végétation son aspect pré-éruptif.

CONCLUSION

Cette étude de la recolonisation végétale post-éruptive de La Soufrière montre que celle-ci s'effectue très progres-

Source : MNHN

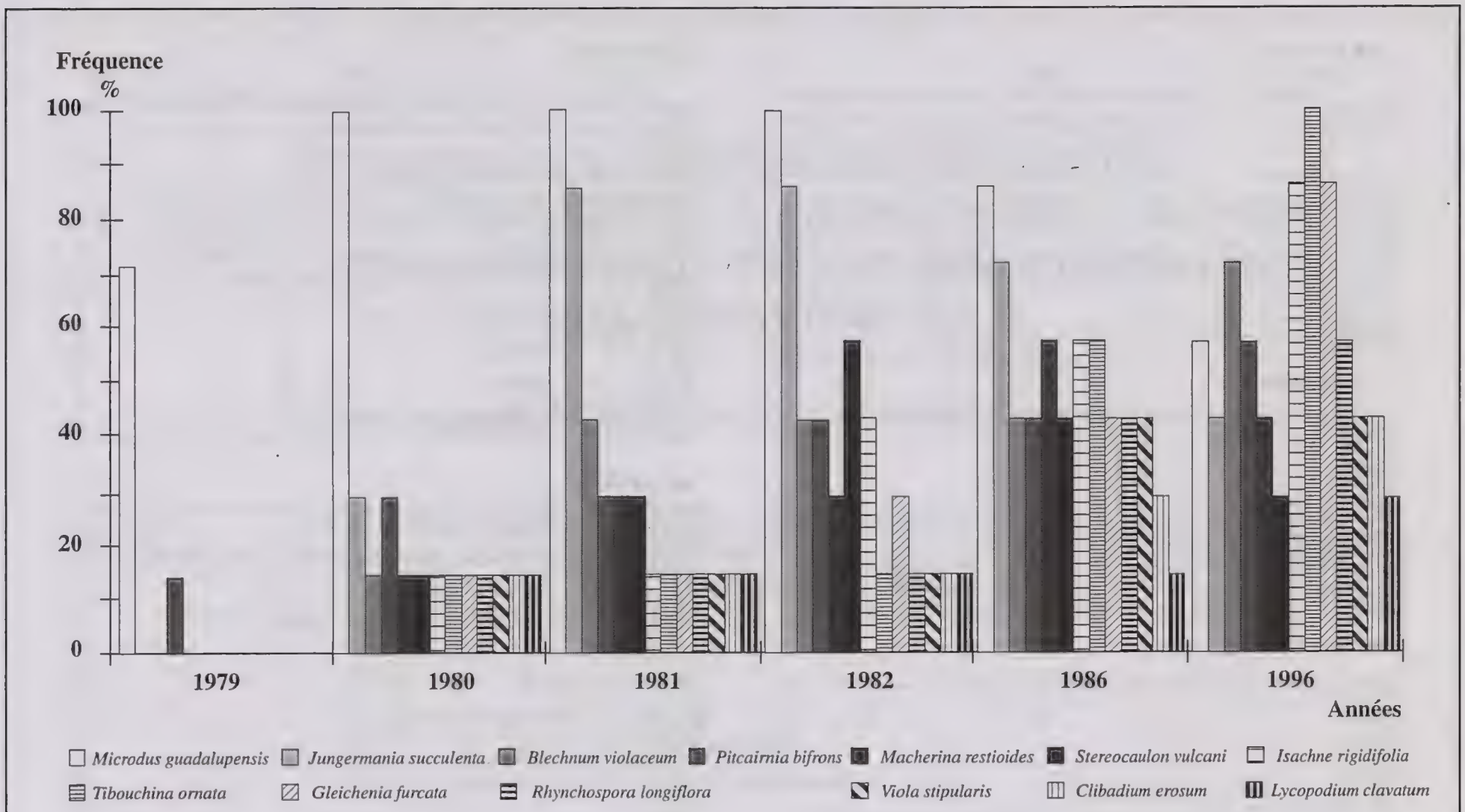


FIG. 5.– Évolution de la fréquence relative des espèces pionnières. *Evolution of relative pionner species frequency.*

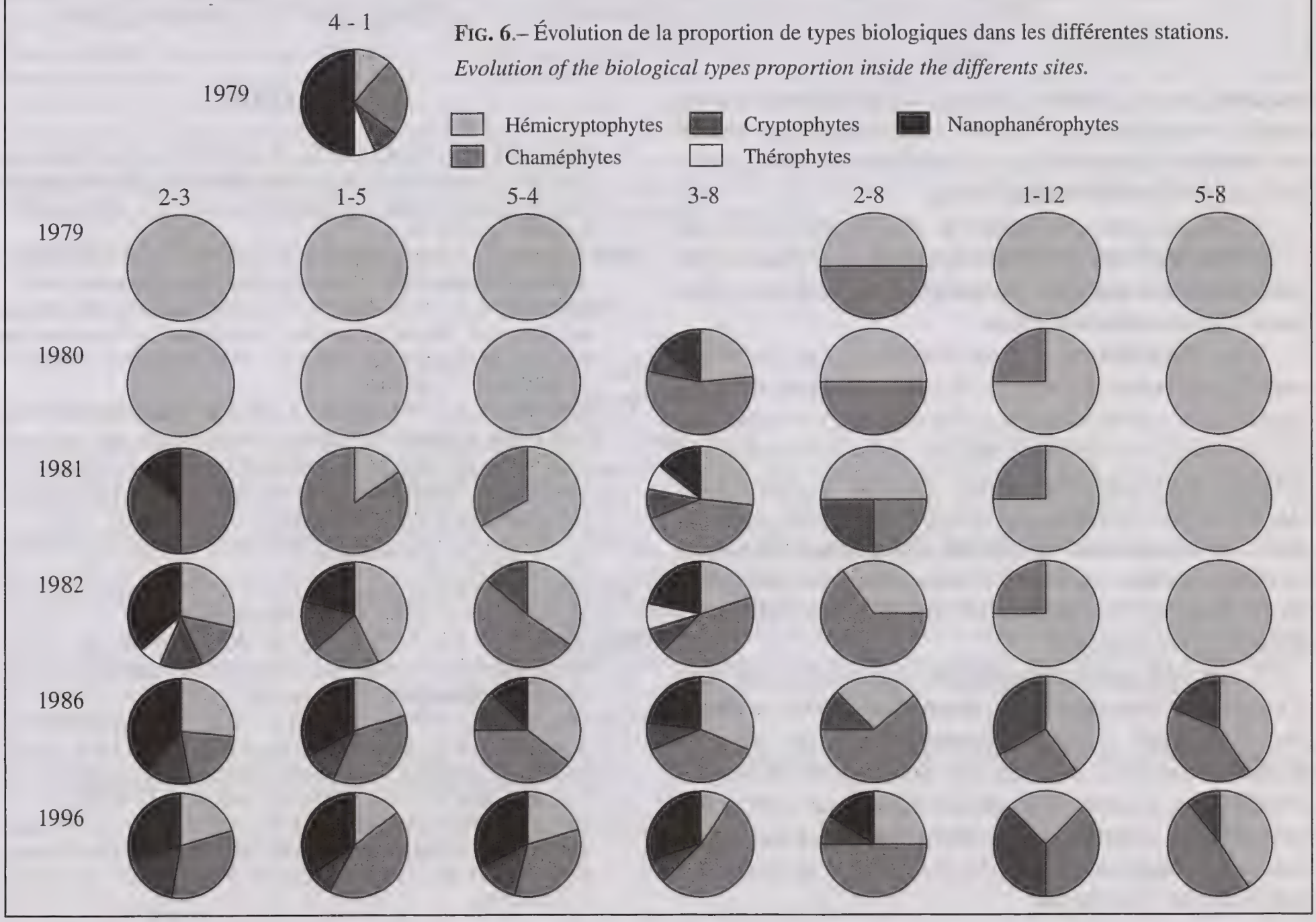


FIG. 6.– Évolution de la proportion de types biologiques dans les différentes stations. *Evolution of the biological types proportion inside the differents sites.*

Source : MNHN

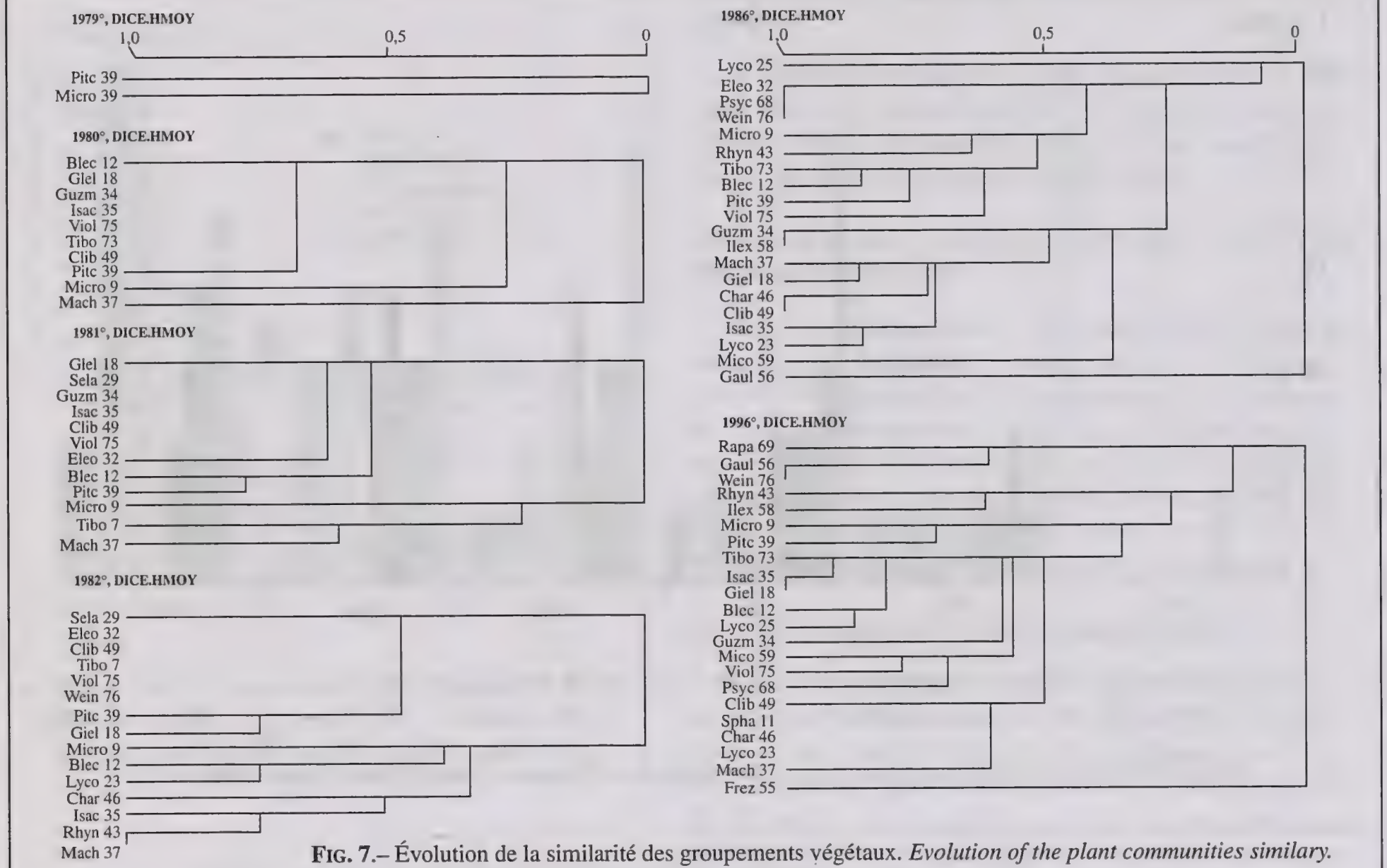


FIG. 7.– Évolution de la similarité des groupements végétaux. *Evolution of the plant communities similary.*

sivement car vingt années plus tard, certaines stations sommitales ne sont pas complètement recouvertes. Leur densité en individus continue d'augmenter alors que leur richesse floristique reste relativement faible.

Certaines espèces jouent le rôle de pionniers. En l'occurrence ce sont deux Mousses et un Lichen accompagnés parfois par quelques Trachéophytes qui tolèrent également la forte acidité du milieu.

Leur contribution à la recolonisation est cependant variable au cours des années. La reconstitution du tapis végétal, plus rapide à la base qu'au sommet, s'amorce avec un premier cortège caractérisé par des Mousses et Angiospermes monocotylédones : *Microdus guadaloupensis, Pitcairnia bifrons, Machaerina restioïdes,* puis par quatre ou cinq groupements moins acidophiles à Lycopodes et dicotylédones ligneuses : *Weinemania pinnata, Ilex Macfadyenii* et *Freziera undulata* qui tendent à reconstituer le paysage pré-éruptif.

Le retard à la recolonisation du plateau sommital étant d'autant plus important que la quantité de cendres accumulées était grande et par conséquent l'acidité des sols plus durable. En sera-t-il de même à la Soufrière de Montserrat actuellement en cours d'éruption magmatique a priori peu susceptible d'apporter des produits hydrothermaux acidifiants. La comparaison avec La Soufrière s'imposera dès que la nature le permettra.

BIBLIOGRAPHIE

BLANCHARD, G., SASTRE, C. & GARNIER, J., 1984.– La Soufrière (Guadeloupe) : Approche écotoxicologique en relation avec la répartition des végétaux. *C.R. Acad. Sc.,* Paris, t. 299, série III, 18 : 731-34.

BOUCHON, C., 1992.– *Logiciel ECODATA v 3.1.* Université Antilles-Guyane. F-97159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

CABIDOCHE, Y.-M. & CLAIRON, M., 1982.– Perte de fertilité des sols liée aux dépôts de cendres volcaniques émises par La Soufrière de Guadeloupe (F.W.I.) en 1976-1977. *Bull. PIRPSEV. CNRS/INAG,* 35 : 88-103.

CABIDOCHE, Y.-M., FELLER, C., LARQUE, P. & SOBESKY, O., 1987.– Sur un double mécanisme d'acidification des sols sous l'influence de cendres volcaniques récentes. Le cas de La Soufrière de Guadeloupe après les éruptions de 19978-1977. *C.R. Acad. Sc.,* Paris, t. 304, série II : 935-938.

FOUCAULT de, B., 1977.– *Flore des Bryophytes de la Guadeloupe.* ONF-DDA. 111 p.

FOURNET, J., 1978.– *Flore illustrée des Phanérogames de la Guadeloupe et de la Martinique.* INRA : 1654 p.

HOWARD, R.A., PORTECOP, J. & de MONTAGNAC, P., 1980.– The post-eruptive vegetation of La Soufrière, Guadeloupe, 1977-1979. *Jour. Arnold Arb.*, 61 : 749-764.

SASTRE, C., BAUDOIN, R. & PORTECOP, J., 1983.– Évolution de la végétation de La Soufrière de Guadeloupe depuis les éruptions de 1976-1977 par l'étude de la répartition d'espèces indicatrices. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 4e sér., 5, section B, 1 : 63-92.

STEHLE, H., 1979-1980.– Premières observations sur la recolonisation du tapis végétal sur le volcan de La Soufrière de Guadeloupe. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 126, *lettres bot.* 3 : 349-359 ; 127, *lettres bot.* 2 : 159-168.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 317-322

ÉVOLUTION ET DEVENIR DES MÉLÉZEINS DANS LES ALPES-MARITIMES (ALPES DU SUD - FRANCE) SUITE AU DÉCLIN DES ACTIVITÉS ANTHROPOZOOGÈNES EN HAUTE MONTAGNE*

Henri SANDOZ[1], Marcel BARBERO[1] & Jean-Marie SOLICHON[2]

[1]Université d'Aix-Marseille III, Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, Laboratoire de Botanique et Écologie Méditerranéenne, U.R.A. C.N.R.S. D 1152, Avenue Escadrille Normandie-Niemen, 13397 Marseille Cedex 20, France.

[2]Jardin exotique de Monaco, Boulevard du Jardin exotique, Principauté de Monaco, MC 98002 Monaco Cedex.

SUMMARY
(original scientific paper)

EVOLUTION AND FUTURE OF LARCH FORESTS IN THE MARITIME ALPS (SOUTHERN ALPS - FRANCE) FOLLOWING DECLINE OF HIGH ALTITUDE ANTHROPOZOOGENIC ACTIVITIES

*In the Maritime Alps, Larch forests (*Larix decidua *Miller* = Larix europaea *DC.) make up the largest high altitude forest stands. Their high rate of expansion over the past few decades can be correlated with the decline of anthropozoogenic mountain activities. Analysis of the substantial changes which have actually effected the formerly grazed Larch forest stands reveals that their current gradual evolution will eventually lead to their decline and will inevitably result in their replacement by new stands, particularly Cembran pine (*Pinus cembra *L.), Spruce [*Picea abies *(L.) Karsten subsp.* abies = Picea excelsa *(Lam.) Link] or Fir [*Abies alba *Miller* = Abies pectinata *(Lam.) DC.] in pure or mixed stands. Along with this, the landscape is gradually becoming uniform with a loss of biodiversity. A minimal management of Larch stands is necessary to preserve the coexistence of different landscape structures which will ensure a continuance of plant biodiversity. The original method used is based on a diachronic approach using a comparative analysis of plant records performed at the same sampling sites (123) at an approximately 25 year interval. The data were analyzed using a correspondence analysis.*

KEY WORDS: *Larix decidua* = *Larix europaea* - European Larch - Diachronic method - Progressive evolution - Landscape structures - Conservation of the plant biodiversity - Maritime Alps - France.

RÉSUMÉ
(travail original)

*Dans les Alpes maritimes, les formations de Mélèze (*Larix decidua *Miller* = Larix europaea *DC.) constituent les peuplements forestiers d'altitude les plus répandus. Leur expansion significative au cours de ces dernières décennies est à mettre en corrélation avec l'importante régression des activités anthropozoogènes en haute montagne. L'analyse des changements substantiels qui affectent réellement les formations de Mélèze autrefois pâturées montre que leur évolution progressive actuelle engendre un déclin du Mélèze et conduit inéluctablement à leur remplacement par de nouveaux peuplements avec, selon les cas, le Pin cembro (*Pinus cembra *L.), l'Épicéa [*Picea abies *(L.) Karsten subsp.* abies = Picea excelsa *(Lam.) Link] ou le Sapin [*Abies alba *Miller* = Abies pectinata *(Lam.) DC.], en particulier, à l'état pur ou en mélange. Parallèlement, on assiste à une uniformisation paysagère et à une baisse de la biodiversité. Une gestion minimale des formations de Mélèze est donc nécessaire si l'on veut conserver la coexistence des différentes structures paysagères assurant un maintien de la biodiversité végétale. La méthode originale utilisée consiste en une approche diachronique basée sur une analyse comparative des relevés de végétation effectués dans les mêmes placettes (123) à vingt-cinq ans d'intervalle environ. Les données ont été traitées par Analyses Factorielles des Correspondances (AFC).*

MOTS CLÉS : *Larix decidua* = *Larix europaea* - Mélèze d'Europe - Méthode diachronique - Évolution progressive - Structures paysagères - Conservation de la biodiversité végétale - Alpes maritimes - France.

* Manuscrit reçu le 22 septembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 16 juillet 1997.

Source : MNHN

INTRODUCTION

Sur un total d'environ 68 000 ha occupés par le Mélèze d'Europe (*Larix decidua* Miller = *Larix europaea* DC.) à l'état spontané dans les Alpes françaises, 62 000 se situent dans les départements des Hautes-Alpes, des Alpes-de-Haute-Provence et des Alpes-Maritimes. Autrement dit, le Mélèze - essence de lumière par excellence - présente son plus grand développement dans les Alpes du Sud où son étude paraît donc la plus opportune (SANDOZ, 1987 a). Concernant plus particulièrement le département des Alpes-Maritimes, le Mélèze couvre - selon les résultats du deuxième Inventaire Forestier National (1985-1986) - 18 923 ha et c'est, de loin, le conifère le plus répandu en haute montagne. Les diverses évaluations connues indiquent clairement que la progression du Mélèze dans ce secteur des Alpes depuis une centaine d'années est significative, tout comme elle l'est aussi dans le reste des Alpes du Sud. L'étude de documents cartographiques anciens, l'analyse des photographies aériennes et les relevés de terrain pour les jeunes peuplements permettent de suivre cette extension du Mélèze. Par exemple, comparées aux documents du début du siècle, les photographies aériennes de 1955 montrent qu'en une cinquantaine d'années les surfaces couvertes par les peuplements de Mélèze ont doublé dans le centre du massif (Chastillon, Saint-Sauveur, Mollières), suite à la déshérence pastorale et à l'abandon humain ; ceci se vérifie également dans le secteur de l'Authion (SOLICHON, 1985). En outre, on constate actuellement une extension des jeunes peuplements de Mélèze en îlots jusque vers 2300-2400 m, voire 2 500 m, lorsque le tapis végétal est ouvert et le relais par le Pin cembro (*Pinus cembra* L.) dans le cas de rhodoraies denses. Cette progression sylvatique transgresse donc dans le *Festucetum halleri* (Br.-Bl. 1926) des Alpes maritimes, niveau longtemps attribué à l'étage alpin inférieur. Les découvertes récentes de

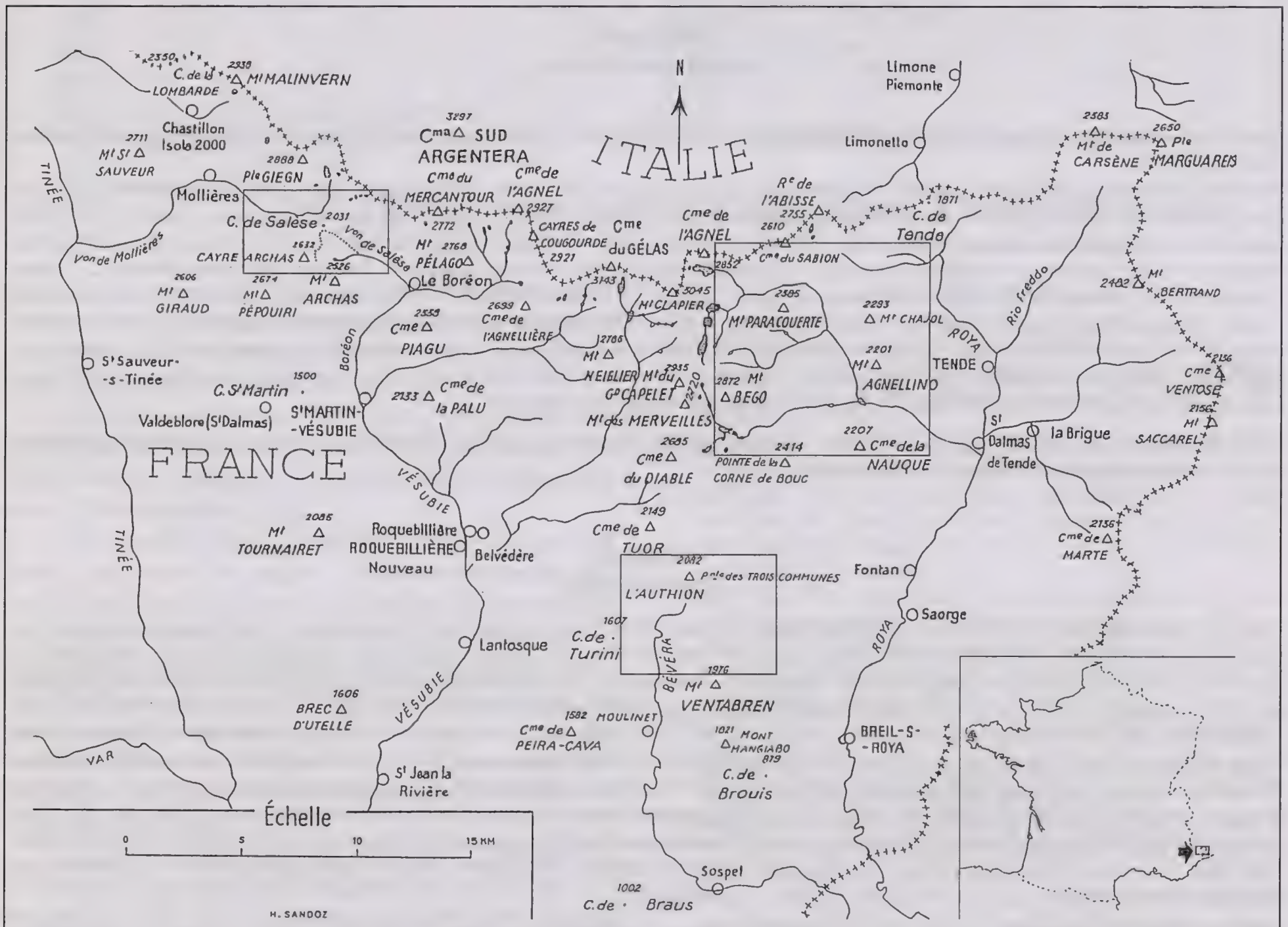


FIG. 1.– Localisation géographique des trois secteurs d'étude des Mélézeins des Alpes maritimes.

Geographic location of the three study sectors in Maritime Alps Larch forests.

Source : MNHN

charbons de bois (datés de moins de 2000 ans) de Mélèze et de Pin cembro dans les sols d'altitude des Alpes du Sud (Queyras, Haut-Verdon, Cayolle, Restefond, Merveilles, THINON, 1992 et communications verbales THINON et TALON, 1996) - parfois jusqu'à plus de 2900 m - apportent la preuve des potentialités forestières de ces essences dans cette zone et de la présence d'anciennes forêts mixtes d'altitude détruites par les activités anthropozoogènes. Toutefois, à plus basse altitude, là où les accès étaient plus faciles et les conditions climatiques plus favorables, l'intervention de l'homme s'est souvent traduite par une gestion des forêts de Mélèze en multiusage forestier et pastoral. Le Mélèze, possédant un bois de très grande qualité mais permettant aussi sous son couvert léger le développement d'une strate herbacée de bonne valeur fourragère, a été traité de façon plus heureuse par les sociétés montagnardes traditionnelles que d'autres essences exploitées sans restriction (Pin cembro, par exemple). Des surfaces importantes de Mélézeins ont donc été préservées de l'envahissement par d'autres espèces de remplacement et entretenues par le passage régulier des troupeaux. Ces Mélézeins, appelés "prés-bois de Mélèze non transformés", ont été soumis à la dynamique naturelle à la suite du déclin progressif des activités anthropozoogènes dans les zones de montagne. Diverses études ont déjà été consacrées dans les Alpes du Sud au problème des Mélézeins (LAVAGNE, 1964, LACOSTE, 1965 et 1975, SANDOZ et BARBERO, 1974, SANDOZ, 1987 b). Mais le travail présenté ici s'appuie sur une méthode originale, la méthode diachronique (SOLICHON, 1985 et 1993). Il a été réalisé dans la partie centro-orientale des Alpes maritimes, entre la moyenne Tinée et la moyenne et haute Roya (FIG. 1).

MÉTHODE DIACHRONIQUE ET TRAITEMENT DES DONNÉES

La méthode utilisée consiste en une analyse comparative de relevés de végétation (246 au total) effectués dans des conditions identiques, sur les mêmes emplacements (au nombre de 123) et par les mêmes personnes, à un pas de temps de l'ordre de 25 ans (1963-1964 et 1985-1988). Cette méthode diachronique permet donc de décrire les transformations réelles qui affectent les structures et les architectures des divers types de Mélézeins. Il ne s'agit donc pas, ici, d'extrapolations établies à partir d'observations dispersées spatialement et presque synchrones mais de la constatation, *in situ*, des véritables scénarios évolutifs présentés par les Mélézeins.

Les données ont été traitées par l'Analyse Factorielle des Correspondances qui a permis de comparer les Mélézeins en fonction du facteur temps et des conditions stationnelles. Plusieurs AFC ont été réalisées et ont porté sur un échantillon de 246 éléments (= relevés) divisé en trois sous-échantillons : 44 relevés pour les Mélézeins du secteur Boréon-col de Salèse, 88 relevés pour les Mélézeins du massif de l'Authion et 114 relevés pour les Mélézeins de la zone des Merveilles en haute Roya. Le regroupement des relevés sur la base de leur composition floristique, grâce à l'analyse factorielle des correspondances (codage des espèces en présence-absence et en abondance-dominance), est actuellement considéré comme une méthode objective qui permet de discriminer, décrire et comparer des communautés végétales, en l'occurrence les Mélézeins dans le cadre de ce travail.

RÉSULTATS

ANALYSE DE L'ÉVOLUTION DES MÉLÉZEINS SUR 25 ANS (1963-1988)

L'interprétation de l'analyse factorielle des correspondances portant sur l'ensemble des relevés et la comparaison des tableaux phytosociologiques permettent de tirer des enseignements concernant la dynamique des structures et le comportement des espèces dont les principaux sont les suivants (*N.B.* les diagrammes de traitement des données figurent dans la Thèse de J.-M. SOLICHON, 1993).

On assiste, globalement, à un envahissement du milieu par un ensemble d'espèces auparavant maîtrisées par les activités pastorales (sur la même surface d'échantillonnage, 425 espèces recensées en 1985-1988 contre 292 seulement en 1963-1964). Toutefois, la dominance de quelques espèces expansionnistes conduit, au moins dans un premier temps, à une banalisation du couvert végétal sous Mélèze qui ne s'oppose donc pas à l'augmentation de la richesse floristique. Par ailleurs, on observe une modification dans l'organisation structurale et architecturale des groupements de Mélèze dans le sens d'une plus grande complexité.

Au cours de cette évolution, les espèces de pelouses voient leur fréquence décroître sensiblement ; voici quelques exemples : *Festuca rubra* L. de 60 à 55, *Carex sempervirens* Vill. de 36 à 28, *Leontodon pyrenaicus* Gouan subsp. *helveticus* (Mérat) Finch & P. D. Sell de 31 à 18, *Nardus stricta* L. de 30 à 19, *Trisetum flavescens* (L.) P. Beauv. de 25 à 13, *Poa violacea* Bellardi [= *Bellardiochloa violacea* (Bellardi) Chiov.] de 25 à 16…). Certains taxons disparaissent même complètement (*Lilium pomponium* L., *Iberis sempervirens* L., *Trifolium repens* L…). Ce recul des espèces de pelouses affecte aussi bien les espèces calcicoles que les espèces acidophiles bien que la dynamique de la végétation induise une acidité croissante des sols (installation d'Éricacées), ce qui aurait pu permettre une meilleure résistance des acidophiles.

Inversement, on observe une progression très importante des espèces des fruticées et de certaines caractéristiques des formations à hautes herbes ou des sous-bois

Source : MNHN

arbustifs des Pessières-Sapinières. Voici quelques exemples de l'augmentation des fréquences de certaines de ces espèces : *Vaccinium myrtillus* L. de 22 à 71, *Geranium sylvaticum* L. de 27 à 58, *Luzula sieberi* Tausch de 18 à 57, *Veratrum album* L. de 10 à 53, *Rhododendron ferrugineum* L. de 24 à 47, *Festuca flavescens* Bellardi de 25 à 45, *Homogyne alpina* (L.) Cass. de 24 à 42, *Vaccinium uliginosum* L. de 21 à 37, *Juniperus communis* L. subsp. *nana* Syme (= *Juniperus nana* Willd.) de 20 à 35, *Rubus idaeus* L. de 7 à 35, *Solidago virgaurea* L. de 14 à 32…

En outre, la fréquence de toutes les espèces arborescentes augmente de manière sensible : *Sorbus aucuparia* L. de 23 à 50, *Pinus cembra* L. de 13 à 17, *Picea abies* (L.) Karsten subsp. *abies* [= *Picea excelsa* (Lam) Link] de 6 à 14, *Pinus uncinata* Miller ex Mirbel *sensu Flora Europaea* (= *Pinus uncinata* Ramond) de 3 à 5, *Abies alba* Miller [= *Abies pectinata* (Lam.) DC.] de 2 à 12, *Pinus sylvestris* L. de 2 à 6, *Acer pseudoplatanus* L. de 2 à 12…

Cependant, concernant le Mélèze, s'il est toujours présent dans tous les relevés de 1985-1988, son abondance-dominance pour des peuplements de même âge est plus faible qu'en 1963-1964, ce qui révèle clairement l'amorce de son déclin.

Enfin, certaines espèces absentes dans les relevés originels apparaissent dans les relevés de 1985-1988 ; ce sont des espèces sylvatiques [par exemple, *Brachypodium sylvaticum* (Hudson) P. Beauv. (4 relevés)], ou pré-sylvatiques [par exemple, *Lychnis flos-jovis* (L.) Desr. (7 relevés)], ou facilement colonisatrices [*Erica carnea* L. (6 relevés), *Calluna vulgaris* (L.) Hull (6 relevés), *Corylus avellana* L. (3 relevés)].

DYNAMIQUE DES MÉLÉZEINS

L'analyse basée sur les transformations globalement constatées entre 1963-1964 et 1985-1988 dans les trois secteurs d'étude (Boréon-Salèse, Authion, haute Roya) a permis de schématiser différentes trajectoires évolutives des structures et des architectures des Mélézeins de cette zone (Solichon, 1993). Sans pouvoir entrer dans les détails dans le cadre de ce travail, précisons simplement qu'à l'étage subalpin l'évolution des Mélézeins sur pelouses calcicoles xérophiles [à *Helictotrichon sempervirens* (Vill.) Pilger = *Avena sempervirens* Vill. ou *Helictotrichon sedenense* (DC.) Holub = *Avena montana* Vill., par exemple] ou mésophiles [à *Sesleria caerulea* (L.) Ard., à *Festuca violacea* Gaudin…], de même que l'évolution des Mélézeins sur pelouses acidophiles xérophiles [à *Festuca varia* Haenke, *Festuca scabriculmis* (Hackel) K. Richter et *Potentilla valderia* L…], de fortes pentes [à *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell. subsp. *spadicea* (L.) Litard. = *Festuca spadicea* L., *Trifolium montanum* L., *Hypochoeris uniflora* Vill. et *Centaurea uniflora* Turra] ou mésophiles [à *Anthoxanthum odoratum* L., *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., *Poa violacea* Bellardi…] ainsi que l'évolution des Mélézeins sur Nardaies (avec *Nardus stricta* L.) ou sur Mégaphorbiaies (avec *Geranium sylvaticum* L., *Chaerophyllum hirsutum* L., *Myosotis sylvatica* Hoffm…) conduisent, par différentes voies, à des Mélézeins présentant une sous-strate arborée constituée par diverses autres essences de forêts subalpines. Les stades intermédiaires montrent très fréquemment l'envahissement, selon les cas, d'espèces de Mégaphorbiaies (en plus des espèces citées précédemment, indiquons encore *Saxifraga rotundifolia* L., *Rumex arifolius* All., *Rubus idaeus* L.) ou de Fruticées (*Juniperus communis* L. subsp. *nana* Syme, *Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Rhododendron ferrugineum* L.). On reconnaît quatre stades importants se distinguant des Mélézeins sur pelouses non transformées : Mélézeins sur pelouses transformées, Mélézeins sur formations à hautes herbes (Mégaphorbiaies), Mélézeins sur Fruticées et Mélézeins à sous-étage arborescent. Ces cinq ensembles correspondent aux principaux types de paysages de Mélézeins.

L'étude des structures de Fruticées évoluées montre la régénération du Pin cembro (*Pinus cembra* L.) au Subalpin supérieur, du Sapin (*Abies alba* Miller) et de l'Épicéa [*Picea abies* (L.) Karsten subsp. *abies*] au Montagnard et au Subalpin inférieur. Et, dans les zones où la déprise pastorale est ancienne, la constitution d'un sous-bois arborescent annonce la substitution à long terme des Mélézeins par d'autres types de forêts.

Cette évolution conduira à une banalisation des paysages et seules les perturbations naturelles (chablis, avalanches) pourront alors permettre le rajeunissement des peuplements et favoriser à nouveau le Mélèze dans les zones d'ouverture.

De nombreux stades successifs constituent la chaîne dynamique de l'évolution des formations de Mélèze. Les structures les plus stables se rencontrent aux deux extrémités de la chaîne, soit par maintien d'usage, soit par le ralentissement très sensible du changement en fin d'évolution après l'envahissement des Fruticées denses au moment du développement des jeunes arbres de la sous-strate arborescente.

Les situations d'usage irrégulier ou de non-usage récent sont à l'origine de diverses structures hétérogènes. Le passage de structures homogènes à des structures hétérogènes permet de mieux appréhender le concept de mosaïques paysagères qui représentent des ensembles très importants au niveau spatial (Risser, 1987).

En comparant la richesse floristique moyenne des relevés, on constate que l'abandon du pâturage est suivi, dans un premier temps, d'une augmentation rapide de la biodiversité si les conditions de milieu le permettent. Mais, dans un second temps, on assiste à une stabilisation de la richesse spécifique. Et, si l'on se réfère aux structures qui en 1985-1988 montrent l'évolution la plus avancée (Mélézeins avec sous-étage arborescent d'autres essences), on remarque

Source : MNHN

qu'elles présentent une richesse floristique parmi les plus basses : par exemple, alors que la richesse floristique moyenne par relevé moyen atteint 40 pour certains Mélézeins sur pelouses sous utilisées (qui sont des mosaïques de transition), elle avoisine 38 dans le cas des Mélézeins sur fruticées et tombe à 29 seulement pour les Mélézeins avec installation d'arbres des forêts subalpines.

Ainsi, l'évolution naturelle des Mélézeins abandonnés par le parcours des troupeaux conduit, d'une part, à une banalisation paysagère et, d'autre part, à une perte sensible de la biodiversité.

VITESSE D'ÉVOLUTION DES MÉLÉZEINS ET CONSÉQUENCES SUR LEUR GESTION

La méthode diachronique utilisée permet d'évaluer, avec une certaine précision, la vitesse d'évolution des Mélézeins en fonction des biotopes et de l'intensité des perturbations. Globalement, les transformations sont plus rapides sur les ubacs que sur les adrets et sur substrats siliceux que sur substrats calcaires (les premiers étant capables d'être facilement conquis par les espèces acidophiles colonisatrices des Fruticées). En outre, la vitesse d'évolution est favorisée par l'abandon total des activités anthropozoogènes.

Dans l'hypothèse de conditions écologiques favorables et d'un abandon total, on peut estimer que les Mélézeins des prés-bois non transformés peuvent - dans un délai de 50 à 75 années - être remplacés par une forêt dans laquelle le Mélèze ne constituera plus l'essence exclusive mais sera accompagné principalement par le Pin cembro, l'Épicéa ou le Sapin qui pourront coexister en mélange avec lui ou bien devenir prépondérants.

Dans des conditions écologiques plus défavorables (adret, substrat calcaire), l'évolution des Mélézeins soustraits aux perturbations anthropozoogènes, bien que plus lente, est inéluctable et une structure forestière mixte serait obtenue sur un pas de temps évidemment plus long et avec une plus grande participation des ligneux xérophiles (Genévrier nain : *Juniperus communis* subsp. *nana* Syme, Amélanchier : *Amelanchier ovalis* Medikus...).

Ainsi, l'abandon des multiusages des Mélézeins conduit inexorablement à des transformations plus ou moins rapides qui créent de nouveaux paysages. Mais ces transformations aboutissent toujours, finalement, à une perte de la diversité floristique et paysagère (BAUDRY et BUREL, 1982). En effet, si comme on l'a déjà observé on assiste tout d'abord à une augmentation de la richesse floristique, l'évolution des Mélézeins va se traduire, à long terme, par la constitution de structures complètement transformées par substitution d'essences (Pin cembro, Épicéa, Sapin) et beaucoup plus pauvres floristiquement.

Une gestion rationnelle des Mélézeins s'impose donc si l'on veut conserver les différentes structures paysagères génératrices d'une plus grande biodiversité végétale. Pour cela, il faut entretenir une structuration en mosaïque d'une partie au moins du cadre spatial des Mélézeins. Deux orientations peuvent être proposées en complément de l'intervention des Forestiers. D'une part, il s'avère nécessaire de maintenir, voire de restaurer, des parcours pour les animaux domestiques dans les endroits les plus favorables aux troupeaux et donc, aussi, ceux qui sont capables d'assurer une production animale optimisée. D'autre part, il est impérieux de favoriser le développement démographique des populations d'ongulés sauvages (Chamois, Bouquetins, Mouflons, en particulier) qui jouent un rôle extrêmement positif dans la conservation des structures de Mélézeins en mosaïques où se juxtaposent fruticées et micropelouses qui recèlent une certaine richesse floristique des stades initiaux : ceci s'observe aisément sur les adrets de la zone Boréon-Salèse où de telles populations sont installées depuis longtemps. Cette politique suivie par le Parc National du Mercantour est donc tout à fait favorable à ce mode de gestion naturelle des Mélézeins ; en un peu plus d'une dizaine d'années, la population de Chamois a plus que triplé (passant de 1815 individus en 1981 à 5736 en 1992-1993) et le nombre de Bouquetins observés pendant la période estivale a pratiquement quadruplé (82 en 1981 et 324 en 1994) (*in* SOLICHON, 1993 et Parc National du Mercantour, 1994) ; quant à l'effectif de la population de Mouflons, après avoir presque triplé entre 1981 et 1992 (passant de 457 individus à 1258), il a très sensiblement chuté à la suite des abondantes précipitations neigeuses de 1994 et 1996 qui ont entraîné une véritable hécatombe de Mouflons (plusieurs centaines ont péri) à cause de leur mauvaise adaptation au fort enneigement.

En conclusion, même s'il ne faut pas méconnaître les richesses particulières des autres sylves de substitution, il faut absolument éviter la banalisation totale des paysages et la baisse de la biodiversité. Une gestion minimale des Mélézeins est donc nécessaire si l'on veut conserver la coexistence des différentes structures paysagères assurant le maintien de la biodiversité végétale.

CONCLUSIONS

Le Mélèze apparaît comme une essence dont la répartition et l'étendue sont étroitement liées aux activités anthropozoogènes dont l'ampleur passée a du mal à être soupçonnée malgré les vestiges nombreux qui persistent encore actuellement (haute Roya, par exemple).

Dans les Alpes sud-occidentales, le Mélèze - tout comme le Pin cembro - a été éliminé à haute altitude pour créer des surfaces découvertes dévolues au pâturage. À plus basse altitude, par contre, le Mélèze a au contraire été favorisé sous forme de prés-bois qui, entretenus, offraient l'opportunité exceptionnelle d'exploiter sur le même site une forêt et une pelouse.

Source : MNHN

Mais le déclin depuis des décennies des activités anthropozoogènes en haute montagne a déclenché divers processus évolutifs qui engendrent des modifications importantes.

À haute altitude, le Mélèze s'étend sur une partie des espaces actuellement asylvatiques longtemps attribués à l'étage alpin inférieur, colonisant en particulier les pelouses écorchées, les éboulis et les couloirs d'avalanche. Notons que cette expansion du Mélèze est ici accompagnée de celle du Pin cembro qui peut s'installer sur des surfaces à recouvrement dense et souvent colonisées par des Fruticées. On assiste donc, présentement, à la reconquête par ces deux essences d'un domaine qu'elles occupaient jadis et d'où elles ont été radicalement éliminées par l'homme, les multiples découvertes de charbons de bois de Mélèze et de Pin cembro dans les sols d'altitude des Alpes du Sud en particulier par Michel THINON (C.N.R.S., Marseille) et ses élèves le démontrent incontestablement.

À plus basse altitude (Montagnard supérieur et Subalpin inférieur), les Mélézeins, autrefois favorisés, sont actuellement menacés par la forte concurrence d'autres essences de conifères ou de feuillus.

Les Mélézeins subissent différentes trajectoires évolutives mais les divers schémas indiquent que, à long terme, ils seront progressivement remplacés, selon le niveau altitudinal, par des Cembraies, des Pessières, des Sapinières (ou des Pessières-Sapinières), voire des Pinèdes de Pin sylvestre.

Dans les meilleures conditions écologiques, et en l'absence de toute perturbation anthropozoogène, on peut estimer à 50-75 ans seulement le laps de temps nécessaire pour que les Mélézeins sur pelouses non transformées soient plus ou moins remplacés par de nouveaux peuplements forestiers avec, selon les cas, le Pin cembro, l'Épicéa ou le Sapin, en particulier.

Si l'on veut limiter dans l'espace cette substitution des Mélézeins, éviter la disparition de leur structure en mosaïque et assurer le maintien de la biodiversité végétale, une gestion minimale s'impose - en parallèle à l'intervention des Forestiers - d'une part, en conservant ou restaurant le parcours des troupeaux là où la rentabilité est la meilleure et, d'autre part, en favorisant la progression démographique des populations d'ongulés sauvages.

BILIOGRAPHIE

BAUDRY, J. & BUREL, F., 1982.– La mesure de la diversité spatiale. Relations avec la diversité spécifique. Utilisation dans les évaluations d'impact. *Acta Œcologica, Œcol. Applic.*, 3 : 177-190.

Inventaire Forestier National, 1985-1986.– Département des Alpes-Maritimes. Résultats du deuxième inventaire forestier. *Ministère de l'agriculture et de la forêt, Direction de l'espace rural et de la forêt, tome I* : 170 p.

LACOSTE, A., 1965.– Étude phytosociologique des forêts de Mélèze dans les Alpes maritimes ; leurs relations avec les pelouses mésophiles subalpines et les Rhodoraies. *Rev. gén. Bot.*, 72 : 603-614.

LACOSTE, A., 1975.– La végétation de l'étage subalpin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes). Application de l'analyse multidimensionnelle aux données floristiques. *Phytocoenologia,* 3 : 83-122 et 123-345.

LAVAGNE, A., 1964.– Le Mélèze dans la vallée de l'Ubaye (Basses-Alpes). Ses groupements naturels. Le phénomène "per descensum". *Ann. Sci. forest.*, 21 : 483-524.

Parc National du Mercantour, 1994. - Rapport d'activité. *Ministère de l'Environnement-Direction de la Nature et des Paysages* : 76 p.

RISSER, P. G., 1987.– Landscape Ecology : State of the Art. *In* : TURNER, M. G. (ed.), *Landscape heterogeneity and disturbance.* Springer-Verlag, New York : 3-14.

SANDOZ, H., 1987 a.– Bioclimatologie du Mélèze d'Europe (*Larix europaea* DC. = *Larix decidua* Mill.) : bilan des connaissances et perspectives d'étude dans les Alpes françaises du Sud en particulier. *Bull. Écol.*, 18 : 23-30.

SANDOZ, H., 1987 b.– *Recherches taxonomiques, biogéographiques et phytoécologiques sur les principaux Conifères subalpins des Alpes : Mélèze d'Europe, Pin cembro, Pin à crochets et Pin mugho. Études de terrain centrées sur les Alpes maritimes et ligures (région du Parc National du Mercantour).* Thèse de Doctorat d'État ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III, Fac. Sci. Tech. Saint-Jérôme, Marseille : 650 p.

SANDOZ, H. & BARBERO, M., 1974.– Les Fruticées à *Rhododendron ferrugineum* et *Juniperus nana* et les Mélézeins des Alpes maritimes et ligues. *Rev. Biol. Écol. méditer.* Édit. Univ. Provence, Aix-Marseille, 1 : 63-95.

SOLICHON, J.-M., 1985.– *Évolution des Mélézeins du Massif de l'Authion*. D.E.A. d'Écol. Méditer. - Université d'Aix-Marseille III, Marseille : 39 p.

SOLICHON, J.-M., 1993.– *Structuration et évolution des Mélézeins des Alpes-Maritimes à partir de méthodes diachroniques comparatives ; régénération et dynamique spatiale*. Thèse de Doctorat en Sciences, Université d'Aix-Marseille III, Fac. Sci. Tech. Saint-Jérôme, Marseille : 89 p. + Annexes.

THINON, M., 1992.– *L'analyse pédoanthracologique. Aspects méthodologiques et applications*. Thèse de Doctorat d'État ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III, Fac. Sci. Tech. Saint-Jérôme, Marseille : 317 p.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 323-328

AMPLEUR DE L'ANTHROPISATION DES ÉTAGES SUPÉRIEURS DANS LES ALPES DU SUD : DONNÉES PÉDOANTHRACOLOGIQUES*

Michel THINON & Brigitte TALON

Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie, Faculté Saint-Jérôme, case 461, Avenue Escadrille Normandie-Niemen, F-13397 Marseille cedex 20, France (michel.thinon@botmed.u-3mrs.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

DEGREE OF HUMAN INFLUENCE ON UPPER BELTS IN THE SOUTHERN ALPS: PEDOANTHRACOLOGICAL DATA.
Pedoanthacological analysis is based on the study of charcoal fragments generally present in soils and has been applied to the meadows in the non-forested areas in the Southern Alps. All analyzed soils contained charcoal in decreasing quantities with increasing altitude. Pinus cembra *and* Larix decidua *grew up to 2900 m a.s.l. in altitude, in areas included in present-day alpine belt. The ages of charcoal (1535 to 3510 years BP) demonstrate that climatic changes cannot be used to explain the differences between the current state of plant populations. Anthropogenic factors must have played a fundamental role in the altitudinal lowering of the tree species populations and the extreme reduction of* Pinus cembra *populations.*

KEY WORDS : Ecology - Pedoanthracology - Charcoal - Alpine belt - Southern Alps - *Pinus cembra* - *Larix decidua* - Landscape history - Anthropisation - Forest fire.

RÉSUMÉ
(travail original)

L'analyse pédoanthracologique, fondée sur l'étude des micro-charbons de bois contenus dans la plupart des sols, a été appliquée aux pelouses des étages asylvatiques des Alpes du Sud. Tous les sols analysés contiennent des charbons de bois, les quantités de ces derniers décroissant avec l'augmentation de l'altitude. Pinus cembra *et* Larix decidua *peuplaient, jusqu'à plus de 2 900 m, les espaces dévolus à l'étage alpin. L'âge des charbons, parfois inférieur à 2000 ans, montre que des changements climatiques ne peuvent être invoqués pour expliquer les différences avec l'état actuel de la végétation. Les facteurs anthropiques ont dû jouer un rôle fondamental dans l'abaissement altitudinal des peuplements des espèces arborescentes et l'extrême rétraction des populations de* Pinus cembra.

MOTS CLÉS : Écologie - Pédoanthracologie - Charbon de bois - Étage alpin - Alpes du Sud - *Pinus cembra* - *Larix decidua* - Histoire du paysage - Anthropisation - Feu de forêt.

INTRODUCTION

En montagne, la répartition des espèces végétales, en réponse aux contraintes climatiques déterminées par l'altitude, a suggéré le concept d'étage de végétation. Bien que les auteurs s'accordent pour considérer que l'action humaine a fortement modifié la végétation naturelle, chaque étage est individualisé par ses caractères floristiques. Des modèles de végétation potentielle, représentés par des séries de végétation ont été définis pour chacun d'entre eux. L'étage alpin, par convention, débute à la limite supérieure potentielle des espèces ligneuses arborescentes ou buissonnantes et est phytosociologiquement caractérisé par des groupements herbacés (TRANQUILLINI, 1979 ; OZENDA, 1985). Cette frange altitudinale est considérée comme ayant été peu affectée par les phénomènes d'anthropisation qui auraient essentiellement porté sur les étages subalpin et montagnard.

Jusqu'à présent, les méthodes de la botanique historique ne permettaient pas d'obtenir des données strictement locales, sauf cas très exceptionnels de conservation de macro-restes végétaux au sein de dépôts tourbeux favora-

* Manuscrit reçu le 12 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 12 novembre 1997.

Source : MNHN

blement situés (TESSIER *et al.*, 1993 ; DAVID 1993). Une discipline phytohistorique relativement récente, la pédoanthracologie (THINON, 1978, 1992), offre une précision spatiale qui, moyennant quelques précautions, permet des études à l'échelle stationnelle.

L'analyse pédoanthracologique s'appuie sur la recherche systématique, l'identification et la datation des micro-charbons de bois contenus dans la plupart des sols. La présence et l'abondance des charbons semblent être, dans l'état actuel de connaissances, indépendantes du type de sol. Malgré l'existence d'incendies naturels, ces charbons proviennent essentiellement de la gestion par le feu des espaces agro-pastoraux. Un tel outil, né en région méditerranéenne, semble appelé à un large développement car il peut s'appliquer partout où les processus érosifs ont permis la conservation d'une couverture édaphique.

Cet article expose quelques résultats obtenus dans les Alpes du Sud, au sein de milieux aujourd'hui dépourvus d'arbres, depuis l'étage subalpin jusqu'à l'alpin supérieur.

MÉTHODOLOGIE

Les diverses étapes de prélèvement de sédiment sur le terrain, de traitements en laboratoire, d'extraction, de préparation et d'identification des charbons ont déjà été décrites (THINON, 1992 ; CARCAILLET & THINON, 1996). Rappelons que les prélèvements sur le terrain sont réalisés à partir d'une fosse pédologique, avec extraction à plusieurs niveaux de profondeur d'échantillons d'une dizaine de kilogrammes chacun. Les charbons de bois, dont la structure est identique à celle du bois d'origine, sont généralement invisibles sur le terrain et extraits en laboratoire par tamisage sous l'eau jusqu'à une maille de 400 µm, puis identifiés en microscopie photonique épiscopique (THINON, 1988). Leur faible taille (moins de 2-3 mm pour la plupart) et leur fréquent mauvais état nécessitent souvent la recherche de caractères anatomiques distinctifs très fins (THINON, 1994a, b, c). La précision de l'identification permet d'atteindre assez souvent le rang spécifique.

Les charbons générés par les incendies d'une végétation en place sont progressivement fragmentés et enfouis dans le sol par les facteurs naturels. Dans les régions à bonne activité biologique, la pédofaune et notamment les lombriciens jouent un rôle fondamental dans cet enfouissement (DARWIN, 1881 ; ATKINSON, 1957 ; BOUCHÉ *et al.*, 1983, THINON, 1992). Bien que le ruissellement puisse facilement transporter les charbons vers l'aval sur les pentes dépourvues de végétation, les transports à distance et surtout en altitude par le vent et les ascendances dans les panaches convectifs des incendies sont très réduits (CLARK, 1988 ; THINON, 1992). Les particules carbonisées transportées par voie aérienne sont des débris de feuilles et de rhytidome et ne comportent pas de xylème secondaire pyrolisé. Sur les pentes et dans les fonds de vallée, les charbons de bois peuvent provenir de points plus élevés du bassin de réception. Par contre, ceux contenus dans le sol d'une surface peu déclive, soustraite à des apports colluviaux, proviennent d'une végétation très locale, située dans un rayon de quelques dizaines de mètres. La masse des charbons étant très faible, ceux-ci ne peuvent être datés qu'en spectrométrie de masse par accélérateur.

Si à basse altitude, les datations dont on dispose semblent montrer une stratification chronologique des charbons (THINON, 1978, 1992 ; VERNET *et al.*, 1994) et autoriser l'étude d'assemblages anthracologiques (anthracocénoses), à haute altitude cet arrangement paraît disparaître (CARCAILLET & TALON, 1996). Ceci est vraisemblablement attribuable à la forte réduction de l'activité de la faune lombricienne et aux phénomènes périglaciaires.

La richesse en charbon d'un sol peut être caractérisée par son "anthracomasse spécifique" (AS) représentant la masse (exprimée en milligrammes) de charbons supérieurs à une taille donnée (généralement 400 µm) contenue dans un kilogramme de sédiments dont les éléments texturaux sont inférieurs à 5 mm. Cette grandeur permet d'établir des comparaisons entre divers sols, l'essentiel de l'anthracomasse se situant au-dessus de 400 µm. L'anthracomasse spécifique peut-être rapportée à un seul niveau ou bien moyenne, sur l'ensemble du profil. C'est cette dernière valeur qui est indiquée sur le tableau II. On peut également l'établir pour chaque taxon observé, mais dans l'état actuel des connaissances, cette quantification ne peut pas être mise en relation directe avec la biomasse correspondante incendiée. Par contre, la fréquence d'apparition d'un taxon par rapport à plusieurs sites est une quantification parfaitement légitime.

L'origine locale du signal anthracologique permet de s'affranchir des données quantitatives indispensables lorsqu'il s'agit d'un matériel fortement dispersable à longue distance, comme le pollen par exemple. La connaissance de l'autécologie des taxons identifiés conduit à appréhender la végétation en termes floristiques, physionomiques et dynamiques.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les résultats pédoanthracologiques présentés ici concernent les sols de neuf stations asylvatiques des Alpes du Sud (FIG. 1), depuis l'étage subalpin (1 880 m) jusqu'à l'alpin supérieur (2919 m). Les principales caractéristiques des stations sont réunies dans le tableau I. Ne pouvant détailler tous les résultats par station (niveaux étudiés, petits ligneux comme *Cotoneaster, Vaccinium*, etc), les principales données sont consignées dans le tableau II.

On constate que tous les sols contiennent des charbons de bois et que leur quantité représentée par l'anthracomasse

Source : MNHN

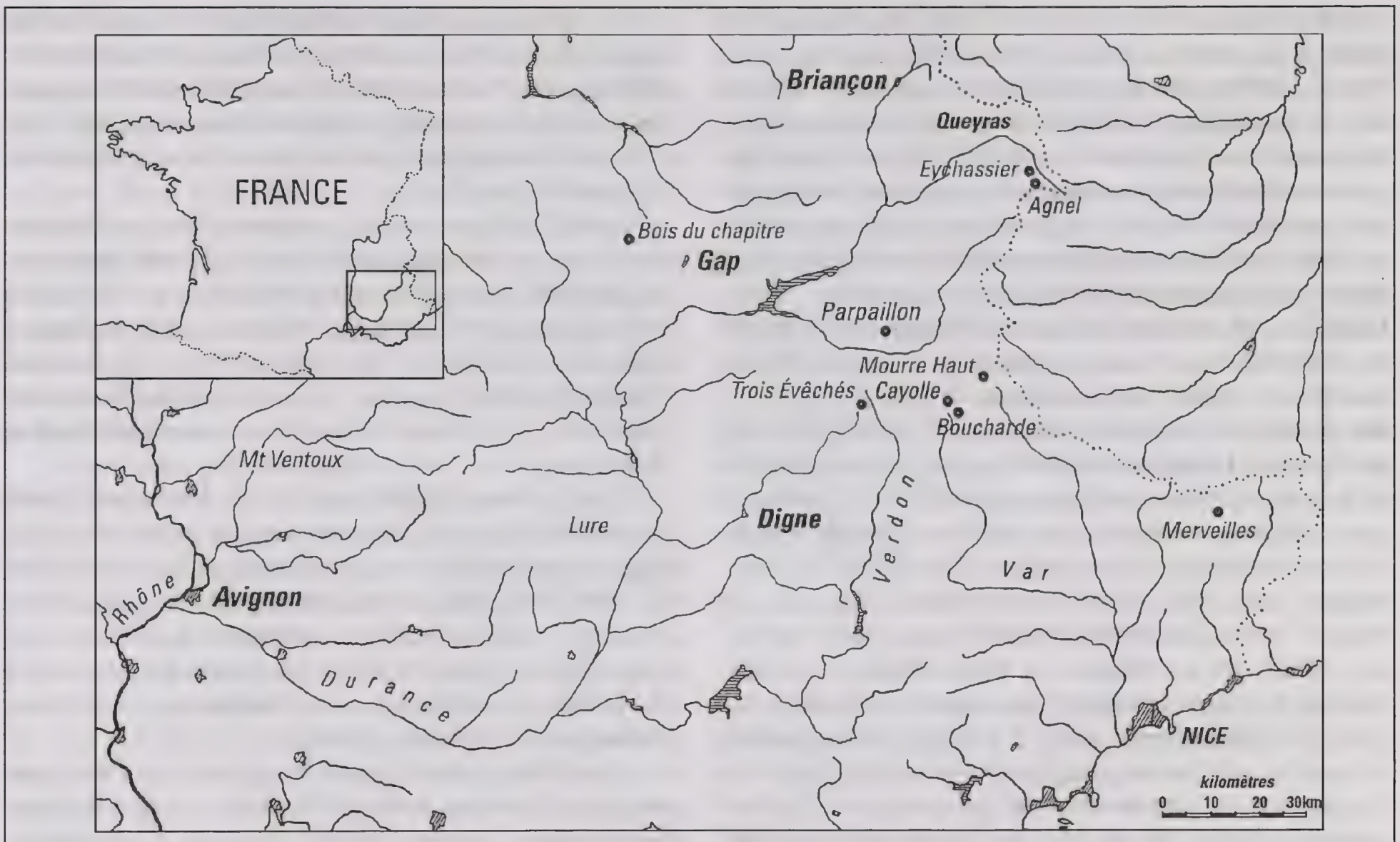


FIG. 1.– Situation géographique des stations étudiées.
Geographical location of study sites.

TABLEAU I.– Caractéristiques des stations étudiées.
Characteristics of study sites.

Stations	Altitude	Exposition	Pente	Substrat	Végétation actuelle espèces dominantes
Bois du Chapitre 44° 37'N . 6° 01'N	1880 m	Nord-Ouest	5 -10 °	Calcaire marneux	*Helictotrichon sedenense*
Boucharde 44° 15'N . 6° 46'E	2160 m	Sud-Est	10 °	Grès	*Deschampsia flexuosa, Festuca violacea*
Cayolle 44° 16'N . 6° 45'E	2290 m	Sud-Est	10 °	Grès	*Festuca violacea, Nardus stricta*
Merveilles 44° 04'N . 7° 27'E	2320 m	Ouest	5 -10 °	Grès	*Festuca halleri, Avenula versicolor*
Trois Évêchés 44° 17'N . 6° 32'E	2610 m	Sud	10 °	Grès	*Festuca halleri, Silene acaulis*
Parpaillon 44° 29'N . 6° 39'E	2670 m	Est	20 °	Flysch	*Poa alpina, Salix herbacea*
Agnel 44° 42'N . 6° 58'E	2670 m	Sud	< 5 °	Schistes lustrés	*Carex curvula, Festuca quadriflora*
Mourre Haut 44° 21'N . 6° 48'E	2810 m	Sud-Est	5 °	Flysch	*Armeria alpina, Salix herbacea*
Eychassier 44° 42'N . 6° 58'E	2919 m	Sud-Ouest	5 °	Schistes lustrés	*Salix herbacea, Salix serpyllifolia*

Source : MNHN

spécifique (TAB. II) décroît lorsque l'altitude augmente. Ce phénomène paraît général (THINON, 1992 ; CARCAILLET ET THINON, 1996) et est vraisemblablement à mettre en relation avec la production et la conservation des charbons de bois. En premier lieu, la production végétale est inversement proportionnelle à l'altitude, d'où une diminution de la biomasse combustible. En second lieu, la dynamique de reconquête est fortement freinée par les contraintes climatiques, ce qui réduit la fréquence des incendies concernant les arbres. Enfin, le ralentissement de l'activité biologique responsable de l'enfouissement laisse séjourner de façon durable les charbons en surface ou au voisinage de celle-ci. De ce fait, une quantité non négligeable du matériel peut être éliminée par l'érosion. La fragmentation liée au piétinement animal et à l'action du gel est aussi largement amplifiée. Il faut noter que la plupart des charbons des conifères d'altitude rencontrés dans les sols de l'alpin supérieur sont réduits à des fragments de cerne, bois final ou bois de réaction à densités élevées et à forte résistance mécanique. Ce phénomène montre, par ailleurs, que les charbons de haute altitude ne proviennent pas des étages inférieurs par transport aérien car les éléments d'origine, soumis *in situ* à la fragmentation auraient eu une dimension trop importante pour être déplacés. D'autre part, on devrait observer une dominance de charbons de faible densité ainsi que des taxons des étages montagnard et collinéen, ce qui n'est jamais le cas. Ce fait est également observé en région méditerranéenne, où les sols des sommets des basses montagnes ne contiennent jamais de charbons des taxons thermophiles de basse altitude. Cette région est cependant affectée par de fréquents et violents incendies attisés par de puissants vents (mistral).

On doit signaler que la distinction anatomique entre les genres *Larix* et *Picea* est souvent difficile sur les très petits charbons (BARTHOLIN, 1979). Toutes les distinctions positives l'ont été en faveur de *Larix* et au vu des altitudes élevées, nous avons jugé qu'il ne pouvait s'agir que de ce taxon pour les cas indécis.

Dans l'étage subalpin, la station Bois du Chapitre montre que la crête occidentale du pic de Melette était occupée, non seulement par le sapin (*Abies alba*) qui constitue la forêt subnaturelle du Bois du chapitre, au bas du versant nord, mais aussi par le pin cembro (*Pinus cembra*) qui n'existe plus dans le secteur. La seule espèce arborescente présente actuellement au voisinage du sommet est le mélèze (*Larix decidua*).

Les charbons recueillis sur le site de la Boucharde, dans la haute vallée du Var, montrent que la conception d'un étage "pseudo-alpin" d'origine climatique (ARCHILOQUE *et al.*, 1971, 1980) doit être rejetée au profit de celle, anthropique, de FLAHAULT (1901). La présence de *Laburnum alpinum,* espèce toxique pour le bétail et parfois abondante dans les charbons de certains sites, non étudiés ici, est à mettre en relation avec une activité pastorale.

Dans l'étage alpin, la présence de charbons dans tous les sols ne peut être accidentelle car il y a une cohérence qui se retrouve partout dans les Alpes. On doit en déduire que les deux espèces principales des peuplements arborescents d'altitude, *Pinus cembra* et *Larix decidua* occupaient l'étage alpin jusqu'à plus de 2900 m. Si le mélèze est une espèce héliophile et à comportement pionnier, le pin cembro peut constituer des peuplements forestiers denses. Le degré d'évolution de certains sols de l'alpin

TABLEAU II.– Principaux résultats pédoanthracologiques de chaque station.
Main pedoanthracological results for each site.

STATIONS	ALTITUDE	TAXONS IDENTIFIÉS					Âge ^{14}C BP	ANTHRACOMASSE SPÉCIFIQUE MOYENNE (à 400 µm, mg / kg)
		Abies alba	*Laburnum alpinum*	*Juniperus comunnis*	*Pinus cembra*	*Larix decidua*		
Bois du Chapitre	1880 m	+		+	+			4,34
Boucharde	2175 m		+		+	+		2,52
Cayolle	2290 m			+	+	+	1960 ± 45 (AA-12751)	2,28
Merveilles	2320 m			+			niv.1 : 1764 ± 45 (AA-12748)	
					+		niv.2 : 2440 ± 50 (AA-12749)	1,15
Trois Évêchés	2610 m					+	1545 ± 45 (AA-12750)	0,44
Parpaillon	2670 m			+	+	+	3510 ± 45 (AA-14789)	0.35
Agnel	2670 m				+	+	1535 ± 45 (AA-12790)	0,27
Mourre Haut	2810 m				+	+		0,16
Eychassier	2919 m					+		0,08

Source : MNHN

inférieur laisse supposer l'action pédogénétique d'une forêt et on peut raisonnablement penser que cette partie a souvent été colonisée par des boisements denses dominés par *Pinus cembra*. Dans l'alpin supérieur, compte tenu de ce que l'on connaît sur l'amplitude relativement réduite de la zone de combat (TRANQUILLINI, 1979), la présence constante de charbons jusqu'à plus de 2900 m laisse supposer que des populations assez denses ont put exister jusqu'à 2800 m, à la faveur d'expositions et de conditions édaphiques favorables. La physionomie des peuplements arborés d'altitude actuels, nés de profondes perturbations, semble difficilement rendre compte de celle des groupements naturels.

Les études palynologiques dans les Alpes du Sud (BEAULIEU, 1977) et du Dauphiné (WEGMÜLLER, 1977) montrent l'augmentation du flux pollinique attribuable à *Pinus cembra* au cours de l'Atlantique avec un maximum pendant le Subboréal (4700-2700 BP). L'analyse pollinique ne permet pas de fixer avec précision les altitudes atteintes par les peuplements arborescents, mais WEGMÜLLER estime que ceux-ci atteignaient alors environ 2400 m. Vers la fin de cette période, selon les auteurs, les cembraies régressent sous l'action anthropique au profit de *Larix*. La représentation pollinique de ce dernier taxon est encore bien marquée au cours du Subatlantique alors que celle de *Pinus cembra* disparaît pratiquement.

L'âge des charbons les plus récents (environ 1500 BP) montre que les changements climatiques ne peuvent expliquer la disparition de ces peuplements. Ceux-ci sont bien antérieurs à l'optimum climatique médiéval et au Petit Âge Glaciaire et croissaient sous des conditions climatiques très proches de celles d'aujourd'hui. La péjoration climatique du Petit Âge Glaciaire (XVI^{e}-XIX^{e} siècle) ne peut être rendue responsable de la disparition des arbres d'altitude. Son action n'apparaît dans aucun diagramme pollinique et les documents écrits (LE ROY LADURIE, 1967) ne mentionnent pas de changements dans la végétation naturelle. Les effets potentiels, vraisemblablement mineurs, ont été largement masqués par l'ampleur de l'anthropisation.

Bien que des incendies naturels aient pu affecter la végétation ligneuse d'altitude, l'activité incendiaire paraît liée aux activités humaines, notamment pastorales. La Vallée des Merveilles, connue pour ses gravures rupestres de l'Âge du Bronze (LUMLEY *et al.*, 1976) témoigne d'une transhumance et l'homme pasteur et agriculteur néolithique a laissé des traces dans les Alpes (BOCQUET, 1976). L'extension et l'organisation des communautés de l'étage alpin apparaissent donc, pour une large part, être issues de causes perturbatrices d'origine anthropique ayant perduré pendant plusieurs millénaires.

L'étage alpin, tel qu'il est aujourd'hui défini, semble être en grande partie virtuellement favorable à l'existence de peuplements arborés. Les arbres isolés d'altitude (BONO ET BARBERO, 1971), souvent considérés comme étant des aberrations sans signification réelle, apparaissent comme étant des indicateurs des potentialités. On doit d'ailleurs remarquer qu'on les trouve toujours dans des lieux très difficile d'accès, dont les caractères climatiques et édaphiques paraissent peu propices aux arbres. La limite des ligneux, située à des altitudes variables selon les régions, est aujourd'hui en progression altitudinale. Actuellement, on observe fréquemment de jeunes individus qui s'installent dans certaines pelouses alpines et surtout dans les landes supraforestières. Pour certains auteurs le déterminisme de ce phénomène correspondrait aux effets du réchauffement planétaire. Il semblerait plutôt que la réduction du pastoralisme d'altitude permette aux espèces potentielles de réoccuper les territoires d'où elles ont été éradiquées.

CONCLUSIONS

L'analyse pédoanthracologique appliquée aux sols des étages supérieurs des Alpes du Sud montre que ces espaces, aujourd'hui asylvatiques, étaient occupés par des arbres. *Pinus cembra* et *Larix decidua,* les deux principales espèces alticoles actuelles se partageaient la frange altitudinale dévolue aux groupements alpins jusqu'à plus de 2900 m d'altitude. La précision spatiale de la méthode permet de mettre en évidence une forte amplitude altitudinale et une grande extension des peuplements de *Pinus cembra*, qui occupaient vraisemblablement une grande partie des étages subalpin et alpin. Cette espèce est aujourd'hui réduite à quelques populations relictuelles.

L'âge de certains charbons, inférieur à 2000 ans, indique que les arbres existaient dans un contexte climatique très proche de celui d'aujourd'hui. Il semble que l'activité incendiaire soit à mettre en relation avec les activités anthropiques, celles-ci se manifestant en altitude dès le Néolithique. L'étage alpin apparaît donc, dans les Alpes du Sud, comme étant potentiellement forestier pour une large part, sans préjuger de la densité des peuplements des régions les plus élevées.

Ces résultats appellent à une profonde réflexion sur la nature et l'origine de l'étage alpin et montrent que les variations induites par les hypothétiques changements climatiques apparaissent négligeables en regard des effets de l'action humaine au cours des derniers millénaires.

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont, pour l'essentiel, été financés par le Ministère français de l'Environnement par l'intermédiaire des programmes : Formations pâturées d'altitude ; Histoire, évolution et dynamique des limites supra-forestières en relation avec les changements climatiques et l'action de l'homme ; Forêts subnaturelles de montagne.

Source : MNHN

BIBLIOGRAPHIE

ARCHILOQUE, A., BOREL, L. & DEVAUX, J.-P., 1980.– Notice explicative de la carte phytosociologique d'Allos au 50000e. Feuille 35 (40). *Revue de Biologie-Ecologie méditerranéenne*, 7 (4) : 211-248.

ARCHILOQUE, A., BOREL, L. & LAVAGNE, A., 1971.– La notion d'étage pseudo-alpin dans les Préalpes françaises méridionales. *Coll. Interdisc. Mil. Nat. Supra-Forestiers Mont. Bassin Occ. Médit.* Perpignan : 201-232.

ATKINSON, R.J., 1957.– Worms and weathering. *Antiquity*, 31 : 219-233.

BARTHOLIN, T., 1979.– The *Picea-Larix* problem. *IAWA Bulletin*, 1: 7-10.

BEAULIEU, J. de, 1977.– *Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises*. Thèse Doct. ès Sciences, Université Aix-Marseille III, 358 p., 29 fig., 39 diag. h. t.

BOCQUET, A., 1976.– Les civilisations néolithiques dans les Alpes. *In* : GUILAINE J. (dir. publ.), *La préhistoire française*. Éd. C.N.R.S. Paris : 292-300.

BONO, G. & BARBERO, M., 1971.– A propos des cembraies des Alpes cottiennes italiennes, maritimes et ligures. *Allionia*, 17 : 97-120.

BOUCHE, M., RAFIDISON, Z. & TOUTAIN, F., 1983.– Étude de l'alimentation et du brassage pédo-intestinal du lombricien *Nicodrilus velox* (Annelidae, Lumbricidae) par l'analyse élémentaire. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 20 (1) : 49-75.

CARCAILLET, C. & TALON, B., 1996.– Stratigraphie et datations de charbons de bois dans les Alpes : quelques aspects taphonomiques. *Géogr. phys. et Quat.*, 50 (2) : 233-244.

CARCAILLET, C. & THINON, M., 1996.– Pedoanthracological contribution to the evolution of the upper treeline in the Maurienne Valley (North French Alps) : Methodology and preliminary data. *Rev. of Palaeobot. and Palyn.*, 91 : 399-416.

CLARK, J.S., 1988.– Particle motion and the theory of charcoal analysis : source area, transport, deposition, and sampling. *Quatern. Res.*, 30 : 67-80.

DARWIN, Ch., 1881.– *The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits*. John Murray and Co., London, 326 p.

DAVID, F., 1993.– Altitudinal variation in the response of the vegetation to Late-glacial climatic events in the northern french Alps. *New Phytol.*, 125 : 203-220.

FLAHAULT, Ch., 1901.– Les limites supérieures de la végétation forestière et les prairies pseudo-alpines. *Rev. Eaux et Forêts*, 40 : 385-417.

LE ROY LADURIE, E., 1976.– *Histoire du climat depuis l'an mil*. Flammarion (éd.), Paris, 376 p.

LUMLEY, H. de, FONTVIELLE, M.-E. & ABELANET, J., 1976.– Les gravures rupestres de l'âge du Bronze dans la région du Mont Bégo (Tende, Alpes Maritimes). *In* : GUILAINE, J. (dir. publ.), *La préhistoire française*. Éd. C.N.R.S. Paris : 221-236.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson (éd.), Paris, 344 p.

TESSIER, L., DE BEAULIEU, J.-L., COÛTEAUX, M., EDOUARD, J.-L., PONEL, P., ROLANDO, C., THINON, M., THOMAS, A. & TOBOLSKI, K., 1993.– Holocene palaeoenvironment at the timberline in the Alps (Taillefer Massif, French Alps) : a multidisciplinary approach. *Boreas*, 22 : 244-254.

THINON, M., 1978.– La pédoanthracologie : une nouvelle méthode d'analyse phytochronologique depuis le Néolithique. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 287, série D : 1203-1206.

THINON, M., 1988.– Utilisation de la microscopie épiscopique interférentielle pour l'identification botanique des charbons de bois. Wood and Archaeology. Bois et archéologie. First European Conférence, Louvain-la-Neuve, October 2nd-3rd, 1987. *PACT* 22, III (4) : 179-188.

THINON, M., 1992.– *L'analyse pédoanthracologique : aspects méthodologiques et applications*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université Aix-Marseille III, 317 p.

THINON, M., 1994a.– Un système rationnel d'identification des charbons de bois pour la pédoanthracologie et l'archéoanthracologie. *Bull. Soc. Linn. Prov.*, 45 : 105-117.

THINON, M., 1994b.– Description codifiée des caractères anatomiques des bois carbonisés des dicotylédones et des gnétales. *Bull. Soc. Linn. Prov.*, 45 : 119-164.

THINON, M., 1994c.– Description codifiée des caractères anatomiques des bois carbonisés des conifères et des ginkgoales. *Bull. Soc. Linn. Prov.*, 45 : 165-185.

TRANQUILLINI, W., 1979.– *Physiological ecology of the alpine timberline, tree existence at high altitudes with special reference to the european Alps*. Ecological Studies, 31. Springer-Verlag Berlin-Heidelberg, 137 p.

VERNET, J.-L., WENGLER, L., SOLARI, M.-E., CECCANTI, G., FOURNIER, M., LEDRU, M.-P. & SOUBIÈS, F., 1994.– Feux, climats et végétations au Brésil central durant l'Holocène : les données d'un profil de sol à charbons de bois (Salitre, Minas Gerais). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 319, série II : 1391-1397.

WEGMÜLLER, S, 1977.– *Pollenanalytische Untersuchungen zur Spät- und postglazialen Vegetationsgeschichte der französischen Alpen (Dauphiné)*. Haupt, Bern, 185 p.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 329-332

TOWARDS A LONG TERM ECOLOGICAL FRAMEWORK FOR FOREST RESTORATION PROGRAMS. AN ILLUSTRATION FROM RESTORATION FOR EROSION CONTROL ON BADLANDS IN SOUTH-WESTERN ALPS (FRANCE)*

Daniel VALLAURI

Cemagref, secteur Forêts de montagne
2, rue de la papeterie, B.P. 76, 38402 Saint-Martin d'Hères (France).
(daniel.vallauri@cemagref.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

Ecological restoration of degraded forest lands is a difficult undertaking which requires a global and long term view on the structure, functioning, diversity and dynamics towards the target ecosystem. From the 130 year-old example of mountain lands restoration in south-western Alps (France), a framework for forest restoration is presented. It describes the two main phases of the ecological process: rehabilitation and monitoring of rehabilitated ecosystems.

KEY-WORDS: Restoration ecology - Dynamics - Afforestation - Erosion - Forest.

RÉSUMÉ
(travail original)

VERS UN SCHÉMA ÉCOLOGIQUE À LONG TERME POUR LES PROGRAMMES DE RESTAURATION FORESTIERE. ILLUSTRATION À PARTIR DE LA RESTAURATION POUR LUTTER CONTRE L'ÉROSION DANS LES ROUBINES DES ALPES SUD-OCCIDENTALES (FRANCE).
La restauration écologique des espaces forestiers dégradés est une entreprise difficile, demandant une vision globale et à long terme de la structure, du fonctionnement, de la diversité et de la dynamique vers l'écosystème objectif. À partir de l'exemple centenaire de la Restauration des Terrains en Montagnes dans les Alpes sud-occidentales, un schéma pour la restauration est présenté. Il détaille les deux principales phases du processus écologique : réhabilitation et accompagnement des écosystèmes réhabilités.

MOTS CLÉS : Écologie de la restauration - Dynamique de la végétation - Reboisement - Érosion - Forêt.

INTRODUCTION : ECOLOGICAL RESTORATION AS A PROCESS

Restoration ecology studies the process of restoration i.e. " the intentional alteration of a site to establish a defined indigenous, historic ecosystem. The goal of this process is to emulate the structure, functioning, diversity and dynamics of the specified ecosystem " (Society of Ecological Restoration, 1990).

Four main ideas support ecological restoration : 1. ecological degradation is very often the result of man-made perturbations (over-exploitation of sensitive biogeosystems) ; 2. Once harshly degraded, nature is very slow or enable to rebuild itself, especially when threshold of irreversibility (ARONSON *et al.*, 1993, 1995) has been passed ; 3. In some extent, man has the technical ability to help nature to jump over this threshold and to launch a new progressive ecological trajectory ; 4. Restoration is not a simple one-day-work, but an ecological process (LENZ & HABER, 1992). This later characteristic is of main importance for forests, which functioning and diversity are difficult to manipulate and dynamics is time demanding. As a result, restoration programs need an accurate view of the complexity of the target ecosystem and a long term framework for actions (WYANT *et al.*, 1995).

We propose and illustrate in this paper a long term framework for programs which will to restore harsh degradation (FIG. 1 and 2), due to erosion, mining, destruction of habitats... Thus, forest restoration is composed by the successive phases and the ecological resulting stages described

* Manuscrit reçu le 8 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 27 février 1998.

Source : MNHN

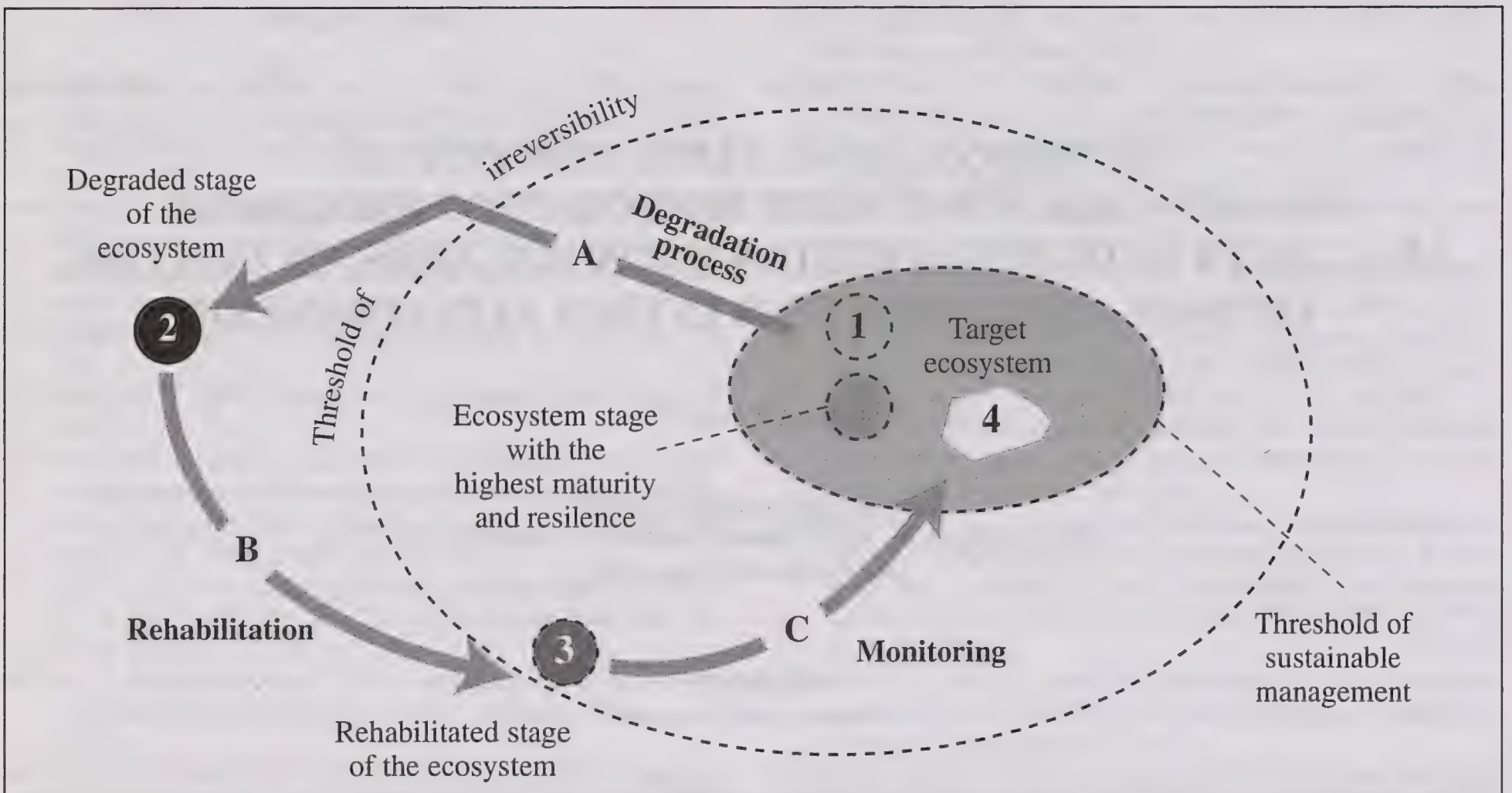


FIG. 1.– The processes of degradation (A), rehabilitation (B), monitoring (C) and the successive resulting stages of the ecosystem (1, 2, 3, 4).

Les processus de dégradation (A), de réhabilitation (B), d'accompagnement (C) et les stades successifs de l'écosystème (1, 2, 3, 4).

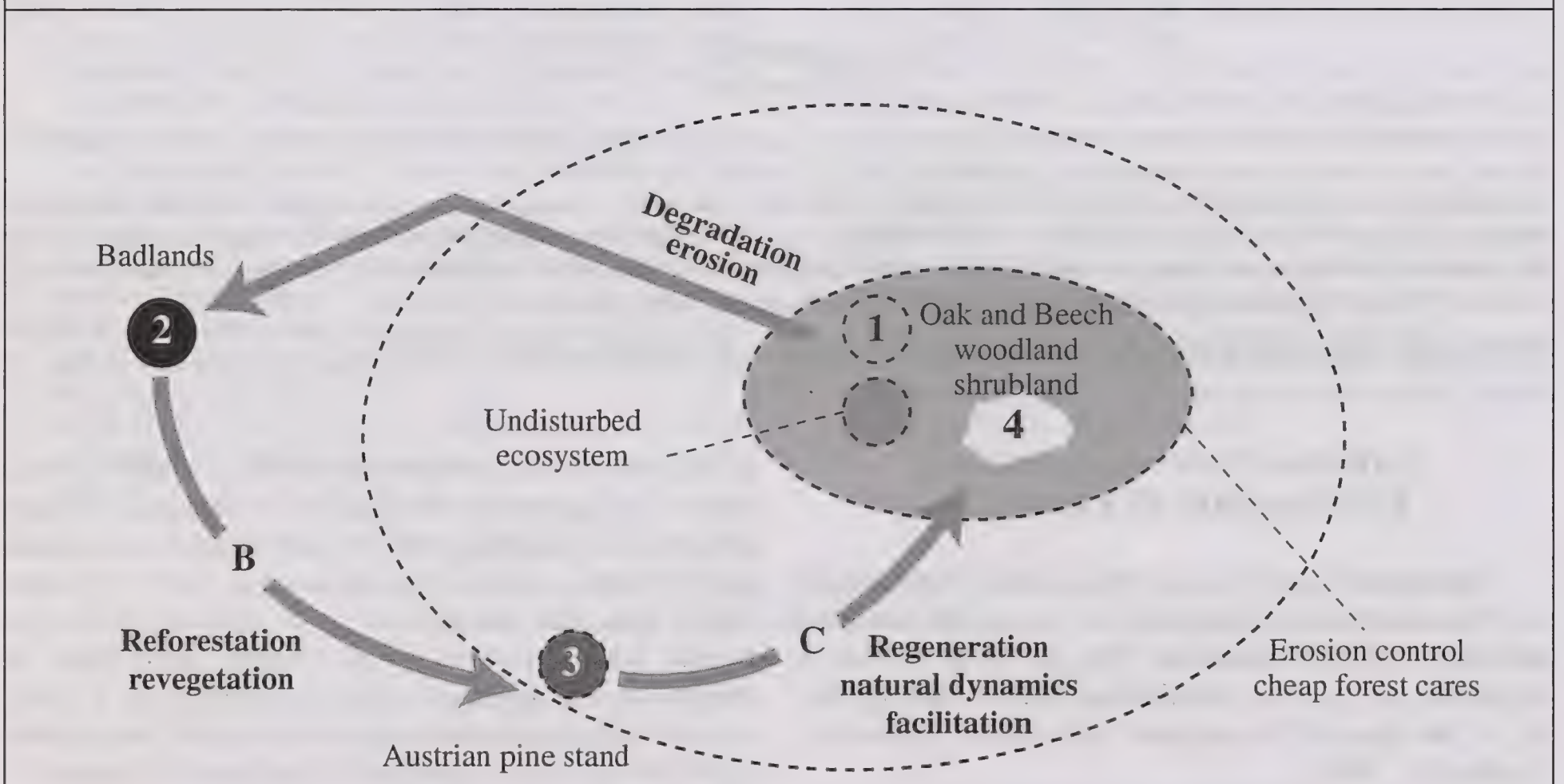


FIG. 2.– The framework of forest restoration in south-western Alps : from rehabilitation of badlands (1860-1930) to natural dynamics facilitation (1930-2030).

Le schéma de la restauration forestière dans les Alpes sud-occidentales : de la réhabilitation des roubines (1860-1930) à l'accompagnement de la dynamique naturelle (1930-2030).

Source : MNHN

hereafter. This framework has already been partly validated by 130 years of efforts of the French forest service. Through its national program aiming to restore mountain areas, specially for erosion control in south-western Alps, restoration had been experienced since as early as 1860.

MAN-MADE DEGRADATION (A)

The awareness of ecological degradation is not commonly obvious. What are natural or man induced degradations? How is it possible to mitigate them? Which changes in human activities are required?

Because of very ancient human settlements, Mediterranean ecosystems have been highly perturbed (BARBERO *et al.*, 1990), through deforestation for cultivation and grazing, harvesting of firewood and forest fires (BARBERO *et al.*, 1987). In 1860 in south-western Alps, due to centuries of land-use (with a special increase of human pressure up to the 19th century), and in connection with the climate change of the Little Ice Age, the soils on marls were degraded but still fully used for an agriculture based on cereals. **Cattle** (ox, sheep, goat) were essential to maintain yields by fertilizing the ploughed lands. They were fed by grazing on badlands and shrublands (spring and summer) and with forest by-products like leaves and acorns (winter). Crisis after crisis, morphogenesis transformed the lands. They became poorer and poorer, obliging indigenous people to deforest steeper slopes or to migrate.

DEGRADED STAGE OF THE ECOSYSTEM (2)

This process of degradation increased the badlands area in south-western Alps. The badlands were almost vegetation free and were devastated by erosion and floods. Typically, the degradation process from woodland (Querceto-buxetum) leaded first to shrubland dominated by *Genista cinerea* (Vill.) DC. and to dry meadow (Xerobrometum), and, after soil erosion, to an ecosystem in which remained only patches of species like *Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv.

REHABILITATION PHASE (B)

Rehabilitation does appear to be the most important phase of any restoration program, mainly because it generally requires a lot of investments and labour. Even with long rest periods, degraded vegetation dynamics is very slow. Ecological constraints (soil stability and structuration, scarcity of seed source) maintain vegetation beyond a threshold of irreversibility. Thus a bioengineering intervention is needed to redirect and to speed up the ecosystem on a new progressive trajectory. But restoration is a difficult achievement. Restoration strategy must be adapted both to the economical, cultural environment and to the ecological, technical knowledge. As a result, the choice of the trajectory and the rehabilitated stage(s) are varying. The long-term target ecosystem can also be adapted along the process.

On badlands of south-western Alps, afforestation programs began in 1860 with Austrian pine (*Pinus nigra* Arn. *ssp. nigrica*), using 3 seedlings in each hole planting. Together with pines, foresters introduced shrubs (*Ononis fruticosa* L., *Hippophae rhamnoides* L.) and grasses (*Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv.). It turned out that the hardiness of Austrian pine, an exotic pioneer tree species, overstepped indigenous species on marls. Overall, reforestation with Austrian pine has been successfully implemented for about 60000 hectares. Such an artificial forest cover was proved efficient for erosion control and flood decrease within small mountain watersheds (BROCHOT & MEUNIER, 1996, MATHYS *et al.*, 1996).

REHABILITATED STAGE OF THE ECOSYSTEM (3)

When the rehabilitation phase is a success, the resulting stage is an ecosystem which is susceptible of its own progressive dynamics. It is mainly composed by pioneer species suitable to survive and to grow in degraded habitats and which slowly prepare the come back of the biodiversity of the target ecosystem.

In our forest plantations, the good rates of plant survival and juvenile growth of Austrian pine have created monocultural, even-aged and very dense stands (from 1500 to 5000 trees per hectare at 80 year-old). Today, the first Austrian pine stand generation is from 80 to 130 year-old. Furthermore, due to abundant fructification and long distance seeds spread, Austrian pine **colonized**, since 1940, part of the remaining badlands.

MONITORING PHASE (C)

Direct restoration of a complete ecosystem is by definition impossible as we also need to ensure its long term dynamics. This is particularly obvious when dealing with very complex ecosystems, such as forests or wetlands. As a result, an additional phase to rehabilitation is compulsory. It consists of a long monitoring phase, using the natural dynamics of the rehabilitated stage and, if necessary, helping nature to repair its damaged functions. Thus, we accompany it nearer towards the structure and diversity of the target ecosystem.

In south-western Alps, the necessity of this phase is underlined by forest stand problems. Natural regeneration is extremely poor on large areas, mainly south oriented steep slopes on marls. Pest damages appear locally (infestation by *Viscum album* L.). The key-point for the future, challenging forest management and erosion control, is so to continue the ecological restoration process in order to obtain long-term viability of the ecosystem (structure, diversity, functioning).

Ecological study of badlands, current pine stands and undisturbed ecosystems on marls enables to define the nat-

Source : MNHN

ural dynamics expected. The created Austrian pine stands must lead to a storeyed forest dominated by indigenous broad-leaved species. Three main ecological constraints control vegetation dynamics : pedogenesis, forest stand structure and indigenous species seeds availability. In order to point out where actions are required to support natural processes, the analysis of thresholds and the expression of each constraint are on the way.

FULLY-RESTORED ECOSYSTEMS : THE TARGET ECOSYSTEM (4)

The long-term goal of ecological restoration is a target ecosystem defined as indigenous and historic. But, we need to define more accurately its diversity, functioning and dynamics i.e. successional stages from the degraded stage towards the fully-restored stage. The target ecosystem is not -not necessarily- the climax. Above all, the target ecosystem is the best option chosen within ecologically based alternatives and in accordance with a sustainable use of the site.

In our example, under the Austrian stand canopy, the indigenous broad-leaved forest species are slowly disseminated. Numerous post-pioneer species (*Acer opalus* Mill., *Acer campestre* L., *Sorbus aria* (L.) Crantz) and mature forest species (*Quercus pubescens* Wild., *Fagus silvatica* L.) become available in the plots. Thinnings together with the facilitation of forest diversity recovery should fully-restore the former badlands within the next forest generation.

CONCLUSIONS

This study case **emphasises** that forest restoration is a long term undertaking and an ecologically based process. As a whole, rehabilitation and erosion control had been successful within 30 years ; but the complete ecological restoration program would last more than 200 years. It requires two main ecological phases : first of all a phase of rehabilitation by reforestation with pioneer tree and shrub species, which reverse the degradation process and establish a transient ecosystem ; secondly a long and compulsory phase of monitoring promoting natural dynamics and helping to jump over the constraint thresholds existing on the trajectory towards the target ecosystem.

In the light of this approach, restoration ecologist need efficient criteria to make a value of the advances in the ecological processes. Forest stand structure and diversity (including potential species from dissemination and seed bank), together with physical and functional analysis of soils (earthworms population for example) are of main concern to reach that stake (ARONSON *et al.*, 1993, 1995; HIGASHI *et al.*, 1994; ROBINSON & HANDEL, 1993; ROLDAN & ALBALADEJO, 1994; STURGESS & ATKINSON, 1993; TRABAUD, 1994).

At last, on one hand, the degradation process is often rather rapid. On the other hand, forest restoration is time and efforts demanding. Then, a key-point is of course the use of sensitive lands and biogeosystems (wetlands, forests on marls, high altitude forest, forest from the arid zone, ...). A special art of management for those ecosystems is required, firstly to mitigate ecological degradation (as in HELLIWEL, 1996) and secondly to ensure sustainable management.

REFERENCES

ARONSON, J., FLORET, C., OVALLE, C. & PONTANIER, R., 1993.– Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the south. *Restoration ecology,* 1: 8-17.

ARONSON, J., FLORET, C., LE FLOC'H, E., OVALLE, C. & PONTANIER, R., 1995.– Restauration et réhabilitation des écosystèmes dégradés en zones arides et semi-arides. Le vocabulaire et les concepts. In : PONTANIER, R., M'HIRI, A., AKRIMI, N., ARONSON, J., LE FLOC'H, E., 1995.– *L'Homme peut-il refaire ce qu'il a défait ?* : 11-29.

BARBERO, M., BONIN, G., LOISEL, R., MIGLIORETTI, F. & QUEZEL, P., 1987.– Impacts of fires on structure and architecture of Mediterranean ecosystems. *Ecologia mediterranea,* 13 (4): 39-50.

BARBERO, M., BONIN, G., LOISEL, R. & QUEZEL, P., 1990.– Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of mediterranean basin. *Vegetatio,* 87 : 151-173.

BROCHOT, S.& MEUNIER, M. 1996.– Un modèle d'érosion des torrents en crue (ETC). *Ingénieries - EAT,* 6 : 9-18.

HIGASHI, S., YONEYAMA, T. & HIGASHI, S., 1994.– Forest restoration effect at Alnus hirsuta (Spach) Rupr. plantations on two small islands in northern Japan. Kagoshima Daigaku Rigakubu Kiyo. *Chigaku seibutsugaku,* 27 : 209-219.

LENZ, R. & HABER, W., 1992.– Approaches for restoration of forest ecosystems in northeastern Bavaria. *Ecological modelling,* 63 : 299-317.

HELLIWELL, D.R., BUCKLEY, G.P., FORDHAM, S.J. & PAUL, T.A., 1996.– Vegetation succession on a relocated ancient woodland soil. *Forestry,* 69 (1) : 57-74.

MATHYS, N. BROCHOT, S. & MEUNIER, M., 1996.– L'érosion des Terres Noires dans les Alpes du sud : contribution à l'estimation des valeurs annuelles moyennes (bassins versants expérimentaux de Draix, Alpes-de-Haute-Provence, France). *Revue de géographie alpine,* 2 : 17-27.

ROBINSON, G.R. & HANDEL, S.N., 1993.– Forest restoration on a closed landfill : rapid addition of new species by bird dispersal. *Conservation biology,* 7 (2) : 271-278.

ROLDAN, A. & ALBALADEJO, J., 1994.– Effect of mycorhizal inoculation and soil restoration on the growth of *Pinus halepensis* in semiarid soil. *Biology and fertility of soils,* 18 (2) : 143-149.

STURGESS, P. & ATKINSON, D., 1993.– The clear-felling of sand-dune plantations : soil and vegetational processes in habitat restoration. *Biological conservation,* 66 (3) : 171-183.

TRABAUD, L., 1994.– Diversity of the soil seed bank in a Quercus ilex Mediteranean forest. *Biological conservation,* 69 (1) : 107-114.

WYANT, J.G., MEGANCK, R.A. & HAM, S.H., 1995.– The need for an environmental restoration decision framework. *Ecological engineering,* 5 : 417-420.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 333-340

LE CYCLE DE L'AZOTE DANS LES FORÊTS DE MONTAGNE SUR SOL NON CARBONATÉ*

Maurice BONNEAU[1], Micheline COLIN-BELGRAND, Étienne DAMBRINE, Jean-Hugues JUSSY, Claude NYS & Jacques RANGER

INRA, Centre de Nancy, Equipe "Cycles biogéochimiques", F-54280 Champenoux.

[1](bonneau@nancy.inra.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

THE NITROGEN CYCLE IN THE MOUTAIN FORESTS ON NON CARBONATED SOILS.

On the basis of forest ecosystem studies in France and Germany, the main characteristics of N cycle in mountain forests are drawn: the total N input is often relatively high in comparison to the woody immobilisation and a large part of it is directly taken up by the canopies (TAB. I); nitrification is generally high even in very low pH conditions; N loss in drainage water is high in old coniferous forests and new afforestations on previous heath- or grassland soils (TAB. II). These ecosystems are generally not N-saturated, and the organic pool is in steady state or increasing, even under high input levels, particularly in broadleaved forests. On the contrary, the soil organic N pool of new afforested heathland decreases. Previous land use and stand history give explanations onto N cycle: for example, old coniferous forests where litter raking has been performed have little loss in drainage water.

KEY WORDS: Nitrogen - Biogeochemical cycle - Mountain forests - Atmospheric deposition.

RÉSUMÉ
(travail original)

Une revue générale du cycle biogéochimique de l'azote dans les forêts de montagne est présentée en s'appuyant sur les résultats d'études d'écosystèmes forestiers en France et en Allemagne. les principales caractéristiques sont les suivantes : apport élevé dont une grande partie est directement consommée par les feuillages (TAB. I); nitrification active; pertes d'azote par drainage élevées dans les vieilles forêts résineuses peu productives et dans les reboisements récents sur anciennes pâtures ou dans les forêts résineuses où les apports sont très élevés (TAB. II). Ces écosystèmes ne sont en général pas saturés en azote et le stock d'azote organique est stable ou en augmentation, excepté dans les jeunes reboisements sur landes (TAB. III). L'histoire de l'occupation des sols et celle des peuplements est un facteur important : par exemple de vieilles forêts où l'on a pratiqué autrefois des ramassages de litières perdent peu d'azote par drainage.

MOTS CLÉS : Azote - Cycle biogéochimique - Forêts de montagne - Dépôts atmosphériques.

INTRODUCTION

L'azote est un facteur primordial dans toute la production végétale. En forêt, la ressource n'existe que dans le sol (stock d'azote organique de l'ordre de 6 à 10 tonnes par hectare dans les forêts de montagne aux sols riches en humus), dans les retours de nécromasse et dans les apports externes. L'azote minéral disponible dans le sol (apports extérieurs et minéralisation de l'azote organique) est soit prélevé par les racines du peuplement végétal, soit organisé, soit drainé. Dans cet article de synthèse, nous nous intéresserons essentiellement aux apports, à la minéralisation, au prélèvement et au drainage. En outre l'azote sera considéré dans ses rapports avec l'évolution de la fertilité des sols (potentiel acidifiant entraînant des pertes de cations basiques, saturation en azote, évolution du stock d'azote organique) et avec la qualité des eaux en aval (teneur en nitrates et en aluminium). Ces questions sont abordées à partir des résultats acquis dans plusieurs écosystèmes forestiers étudiés avec plus ou moins de détails dans différentes régions de France et d'Allemagne.

* Manuscrit reçu le 7 septembre 1996; version révisée acceptée pour publication le 9 septembre 1997.

Source : MNHN

SITES ET MÉTHODES D'ÉTUDE

Stations étudiées. On en trouvera ci-dessous une brève description.

AUBURE

Versant alsacien des Vosges; granite leucocrate du Brézouard; sols bruns acides à podzoliques; P = 1 200 mm, (PROBST *et al*, 1990). Vieille pessière dépérissante de 85 ans, de deuxième génération, désignée en abrégé par "E Aub. 85". Jeune pessière dépérissante de 40 ans, plantée en remplacement d'une vieille pessière identique à la précédente renversée par le vent : "E Aub. 40". Vieille hêtraie de 140 ans : "H Aub. 140".

BONHOMME

Vosges; granite leucocrate du Valtin; sol podzolique; P =1 544 mm. Pessière de 70 ans, probablement sur ancienne pâture d'altitude :"E Bonh. 70". (MOHAMMED AHMED, 1992, MOHAMMED AHMED et RANGER, 1994).

GEMAINGOUTTE

Vosges; gneiss; sol brun acide (anciennement cultivé); P = 1 120 mm. Pessière de 85 ans, sur ancienne culture ou prairie : "E Gem. 85", (MOHAMMED AHMED, 1992; MOHAMMED AHMED & RANGER, 1994).

MONTHERMÉ

Ardennes; phyllades du Revinien (Cambrien); P = 1 100 mm, (NYS, 1987). Pessière dépérissante 55ans, plantée sur ancienne forêt feuillue : "E Month. 55"; sol brun ocreux. Taillis sous futaie à chêne, sorbier des oiseleurs, bouleau : "TSF Month."; sol brun acide.

VAUXRENARD

Beaujolais; tuf volcanique; P = 1 000 mm; sol brun acide. (MARQUES, 1996; RANGER *et al*, 1996). Plantation de Douglas 20 ans, sur ancienne pessière de 40 ans : "D Vxr. 20". Plantation de Douglas 40 ans, succédant à deux générations d'épicéa de 40 ans chacune : "D Vxr 40". Plantation de Douglas 60 ans, effectuée directement sur ancienne culture : "D Vxr. 60".

SCHLUCHSEE

Forêt Noire; granite leucocrate du Bärhalde; P = 1 850 mm; podzols humo-ferrugineux, sols ocre podzoliques (FEGER & BRAHMER, 1992). Pessière dépérissante 50 ans, établie sur un ancien peuplement naturel de hêtre : "E Schl.".

VILLINGEN

Forêt Noire; Buntsandstein supérieur; P = 1 250 mm; sol brun ocreux à pseudogley; station appauvrie dans le passé par ramassage de litière. Pessières d'âges variés : "E Vill.". (FEGER & BRAHMER, 1992).

En outre on utilisera les résultats des placettes suivantes du réseau RENECOFOR de surveillance des écosystèmes forestiers géré par l'ONF (ULRICH, 1995) : "EPC 63" (épicéa, Puy-de-Dôme), "SAP 38 "(sapin, Isère), "SAP 11" (sapin Aude), "HET 30" (hêtre, Gard), ainsi que quelques points du réseau DÉMENT d'étude des apports dans les Vosges, suivi par l'INRA pendant cinq ans (DAMBRINE 1995) : Val d'Ajol (Vosges du Sud), Welschbruch (Vosges centrales), Donon (Vosges du Nord) et La Petite Pierre (Vosges du Nord).

ÉTUDES RÉALISÉES

Dans chacun des cinq peuplements français, ont été étudiés pendant plusieurs années successsives :

- apports hors couvert;
- apports sous couvert;
- eaux de drainage recueillies à différentes profondeurs (15 cm, 30 cm, 60 cm, parfois 120 cm) sur des plaques lysimétriques; nous ne retiendrons ici que les résultats concernant 60 cm de profondeur;
- immobilisation d'azote (et d'autres éléments) dans les tissus ligneux pérennes (tronc, branches, grosses racines);
- chute des litières;
- à partir des deux dernières données, on peut calculer le prélèvement annuel par la formule : PRÉLEVEMENT = IMMOBILISATION + RETOURS DE NÉCROMASSE;
- à Aubure et dans le Beaujolais la minéralisation de l'azote, mois par mois, pendant toute l'année, sur 15 cm d'épaisseur (A_1 et éventuellement partie supérieure des horizons minéraux, couche O exclue) (JUSSY, 1993).

Dans les deux stations de Forêt Noire nous ne disposons que d'une partie des données acquises. Pour les stations des réseaux RENECOFOR et DÉMENT nous n'utiliserons que les données de pluie hors et sous couvert.

APPORTS

Les apports externes hors couvert sont mesurés et leur grandeur est connue de manière précise (TAB. I). Ils sont souvent plus importants que les valeurs admises en plaine, car l'altitude entraîne une forte pluviosité, sans que la concentration en azote des eaux de pluie soit pour autant diminuée : 9 à 28 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$.

Source : MNHN

Mais aux apports directs par la pluie s'ajoutent des quantités importantes d'aérosols riches en nitrates et en ammonium, ou de gaz (NO_2, NO) déposés sur les feuillages (dépôts secs et occultes), provenant de sources naturelles (orages, océans) et surtout d'activités anthropiques (industries et transports pour NO_3^-, élevage pour NH_4^+). Ces dépôts sont lessivés par la pluie. A cause d'une absorption directe par le feuillage et par la végétation épiphyte (lichens), les apports mesurés sous le couvert des peuplements sont généralement inférieurs aux apports totaux. On ne dispose pas de moyen direct de mesure des dépôts secs et occultes ni de la consommation. Il faut donc passer par des évaluations, basées sur des modèles simples, pour obtenir l'apport total.

La comparaison de dépôts sous couvert et hors couvert d'ions peu absorbés et peu récrétés (c'est-à-dire excrétés par les tissus foliaires) et sur la comparaison des dépôts sous épicéas réels et sous arbres en plastique (DAMBRINE, 1995) permet d'estimer que le dépôt total d'azote peut être

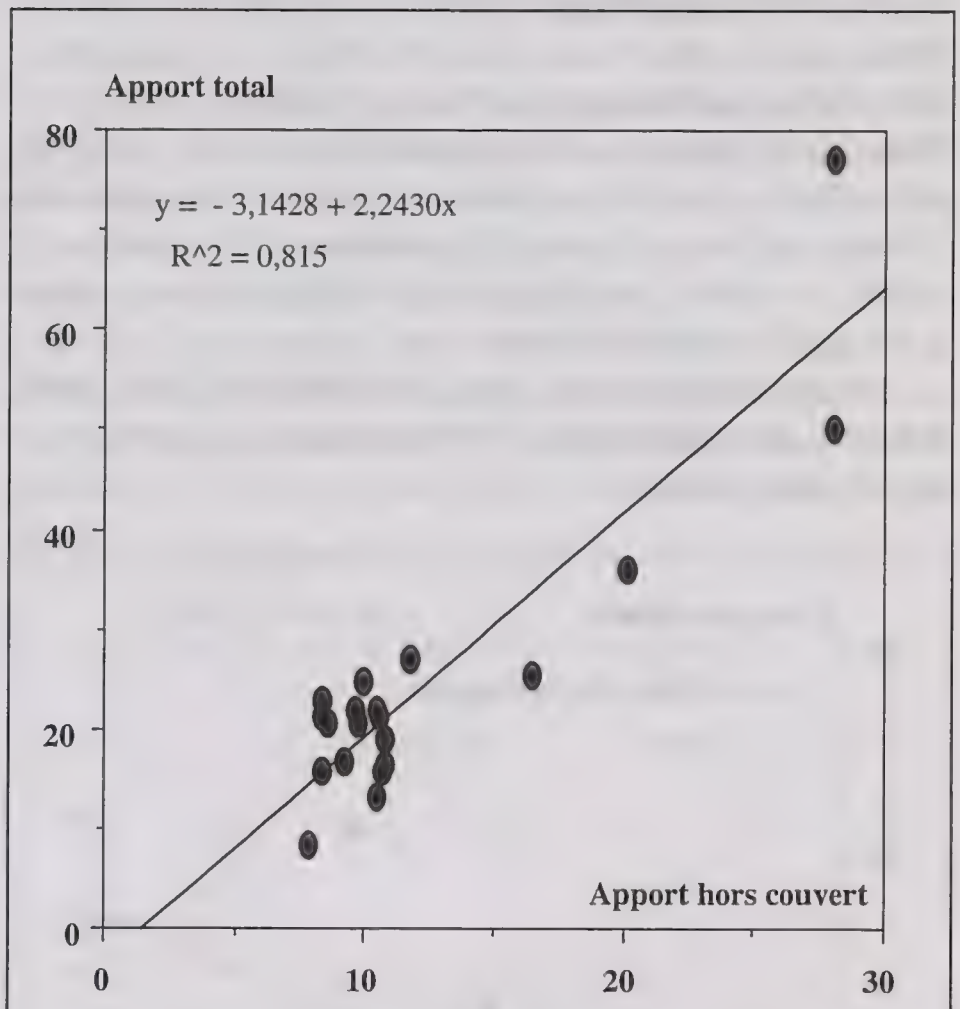


FIG. 1.– Apport total en fonction de l'apport hors couvert, en kg.ha^{-1}.an^{-1}.

Total input as a function of the wet deposition (kg.ha^{-1}.year^{-1}).

TABLEAU I.– Apports d'azote et consommation foliaire dans divers peuplements de montagne, en kg de N ha^{-1}. an^{-1}

N input and foliar absorption in several mountain stands :
1- N input in wet deposition (kg.ha^{-1}.year^{-1});
2- N total input (wet + dry deposition) (kg.ha^{-1}.year^{-1});
3- N input below canopy (kg.ha^{-1}.year^{-1});
4- Direct foliar absorption (kg.ha^{-1}.year^{-1}));
5- Foliar absorption expressed as % of total input.

	APPORT HORS COUVERT 1	APPORT TOTAL 2	APPORT SOUS COUVERT 3	ABSORPTION FOLIAIRE 4	ABSORPTION FOLIAIRE EN % DE L'APPORT TOTAL 5
E Aub. 85	10,5	22,0	18,2	3,8	17,3
E Aub. 40	10,8	18,8	11,7	7,1	37,7
H Aub. 140	10,8	16,3	7,6	8,7	53,4
E Bonh .70	9,6	21,9	15,7	6,2	28,3
E Gém. 85	16,5	25,5	15,1	10,4	40,8
E Month. 55	28,1	77,0	50,7	26,3	34,0
T S F Month.	28,1	50,1	19,0	31,1	62,1
D Vxr. 60	8,4	22,7	19,2	3,5	15,4
D Vxr. 40	8,4	21,3	16,1	5,2	24,4
D Vxr. 20	8,4	15,6	8,0	7,6	48,7
E Schl.	10,5	13,2	10,0	3,2	24,2
E Vill.	10,7	15,6	7.4	8.2	52,6
Val d'Ajol	10,6	21,3	18,5	2.8	13,1
Welscbruch	10,0	24,7	17.8	6.9	27,9
Donon	9,8	20,5	17,1	3,4	16,6
Pte Pierre	9,2	16,7	16,7	0	0
E REN. 63	11,8	27.0	7,8	19,2	71,1
S REN. 38	7.9	8,3	1,7	6,6	79,5
S REN. 11	8,6	20,6	11,3	9,3	45,1
H REN. 30	20,1	36,1	13,9	22,2	61,5

Source : MNHN

obtenu en affectant l'apport pluvial hors couvert d'un coefficient égal à (SO_4^{2-} sous couvert / SO_4^{2-} hors couvert) x 0,93. Si ce coefficient est inférieur à (NO_3^-sous couvert / NO_3^- hors couvert), on adopte la moyenne des deux rapports. Enfin, pour les peuplements feuillus d'Aubure et de Monthermé, on a adopté, conformément à LINDBERG *et al.* (1986), un dépôt total égal à (1,5 x NH_4- N hors couvert + 2,5 x NO_3- N hors couvert).

L'apport total étant ainsi déterminé, l'absorption foliaire est calculée par différence entre apport total et apport sous couvert.

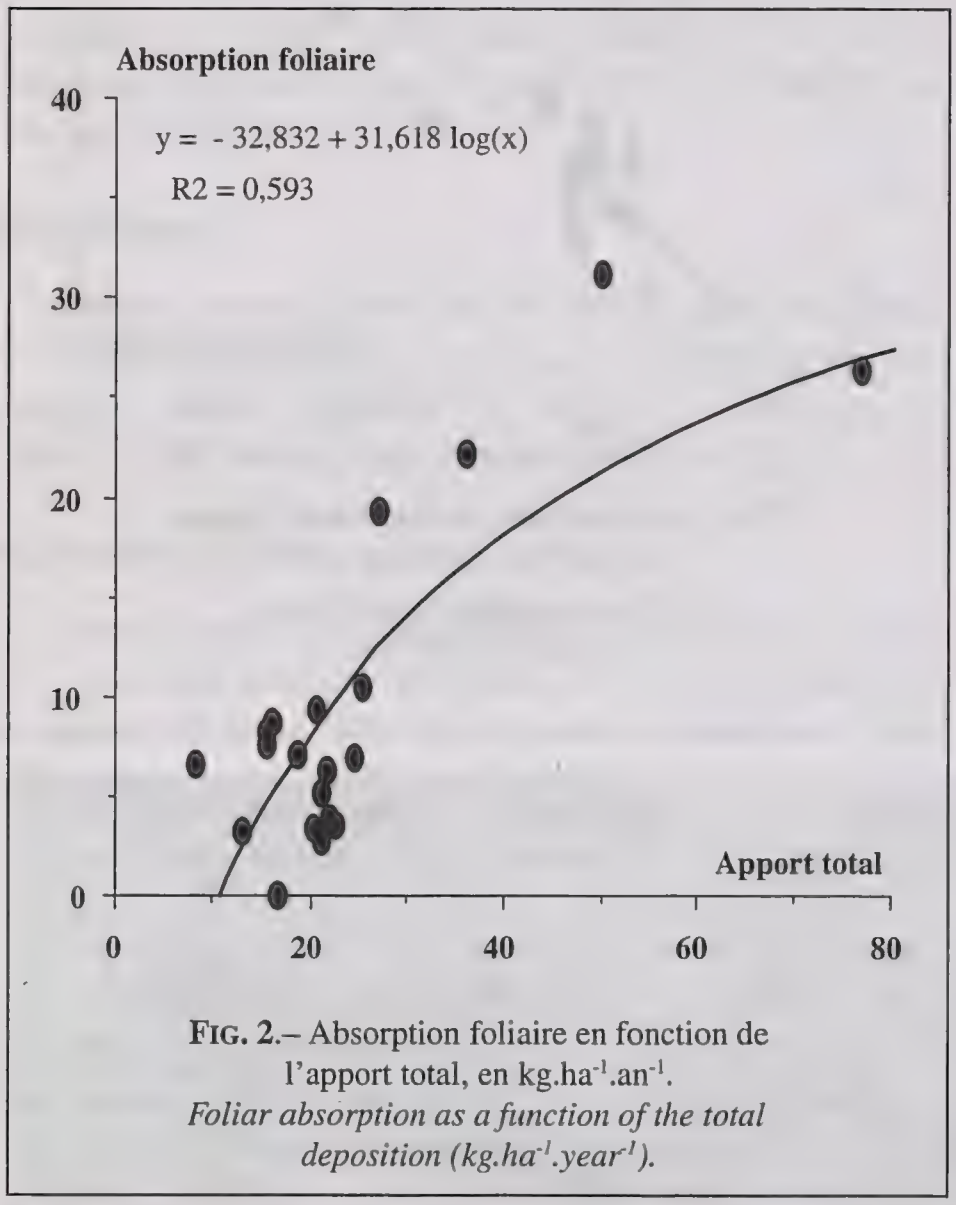


FIG. 2.– Absorption foliaire en fonction de l'apport total, en kg.ha^{-1}.an^{-1}.
Foliar absorption as a function of the total deposition (kg.ha^{-1}.year^{-1}).

L'apport total est fortement corrélé avec l'apport hors couvert (r = 0,90 pour 19 degrés de liberté) (FIG. 1). L'absorption foliaire, corrélée positivement à l'apport total, augmente d'abord rapidement avec lui puis de plus en plus faiblement (FIG. 2).

Il faut retenir que les apports réels sont beaucoup plus élevés que ne l'indique la mesure des apports hors couvert et que l'absorption foliaire atteint un pourcentage élevé des apports totaux (jusqu'à 79 %). La station RENCOFOR "SAP 38 "est très typique de ces peuplements soumis à des apports faibles mais consommant directement presque tout l'azote apporté par l'atmosphère, si bien que le dépôt sous couvert est extrêmement réduit.

PRÉLÈVEMENT

Le prélèvement total, calculé comme étant la somme de l'immobilisation ligneuse (N accumulé annuellement dans le tronc, les branches et les grosses racines) et du retour au sol de nécromasse, est indiqué pour les écosystèmes étudiés dans tableau II. Si l'immobilisation est relativement facile à estimer à partir de l'analyse des tissus et de modèles liant l'augmentation de biomasse à l'accroissement en diamètre des arbres (encore que l'immobilisation dans les branches et les racines soit d'accès difficile), et si le chiffrage du retour par

TABLEAU II.– Immobilisation ligneuse, retour au sol de nécromasse, prélèvement total du peuplement, prélèvement à partir du sol, pertes par drainage à 60 cm de profondeur, en kg.ha^{-1}.an^{-1}, et acidification due au cycle de l'azote en keq. de protons.ha^{-1}.an^{-1}.

1- Nitrogen immobilisation in woody tissues (kg.ha^{-1}.year^{-1});
2- Nitrogen return to soil by fall of dead material (kg.ha^{-1}.year^{-1});
3- N total uptake (kg.ha^{-1}.year^{-1});
4- N uptake from soil (kg.ha^{-1}.year^{-1});
5- N loss in drainage water (kg.ha^{-1}.year^{-1});
6- Soil acidification due to nitrogen cycling (keq.ha^{-1}.year^{-1}).

	Immobilisation 1	Retours totaux 2	Prélèvement total 3	Prélèvement au sol 4	Pertes par drainage 5	Acidification 6
E Aub. 85	8,4	49,3	57,7	53,9	22,4	1,07
E Aub. 40	17,6	75,7	93,3	86,2	3,9	0,01
H Aub. 140	7,3	82,7	90,0	81,3	2,1	- 0,03
E Bonh. 70	5,7	89,1	94,8	88.6	17,7	0,72
E Gém. 85	12,4	84,3	96,7	86,3	17,2	1,00
E Month. 55	18,1	114,0	132,1	105,8	40,6	1,74
T S F Month.	9,9	115,2	125,1	94,0	13,6	1,38
D Vxr. 60	13,8	48,7	62,5	59,0	6,3	0,15
D Vxr. 40	11,2	50,0	61,2	55,0	25,2	1,59
D Vxr. 20	11,4	139,2	150,6	143,0	38,9	2,61
E Schl.	–	–	–	–	7,2	0,43
E Vill.	–	–	–	–	0,5	0,08

Source : MNHN

les aiguilles et feuilles pose peu de problèmes, le retour de racines et de branches mortes est difficile à estimer. On s'aperçoit, en cherchant à comparer la minéralisation obtenue par bilan à celle mesurée directement *in situ* (voir ci-après TAB. III) que les deux ne s'accordent que si l'on adopte des valeurs très élevées pour le retour racinaire qui inclut celui des fines racines à turn-over rapide et celui du mycelium des mycorhizes. D'après HUNT et FOGEL (1984), dans un peuplement de Douglas de 55 ans, 113 kg de N reviendraient chaque année au sol par cette voie, ce qui est égal à deux fois et demie le retour par les aiguilles, tandis que PERSSON (1978) n'estime ce retour qu'à 0,5 fois le retour par le feuillage. Nous avons adopté un coefficient de 1,5. Ces quantités d'azote sont évidemment reprélevées lors de la régénération des jeunes racines. Les retours totaux au sol s'échelonnent de 50 à 140 kg.ha^{-1}.an^{-1} environ, le prélèvement total de 60 à 150 kg et le prélèvement au sol (prélèvement total diminué de l'absorption foliaire) de 53 à 143 kg. La variation entre peuplements est très forte, les peuplements jeunes en pleine production, E Aub. 40 et D Vxr. 20 par exemple, ayant évidemment la consommation la plus forte. La vieille pessière d'Aubure et les deux peuplements de Douglas de 40 et 60 ans consomment moins, la première à cause d'une productivité faible, les seconds à cause de la grande efficience (matière sèche produite / azote consommé) de l'espèce.

PERTES PAR DRAINAGE

Elles sont majoritairement nitriques et varient de 1 à 40 kg.ha^{-1}.an^{-1} (TAB. II). Le drainage est tantôt plus élevé, tantôt plus faible que l'apport. Il y a cependant dans l'ensemble une corrélation positive significative (r = 0,57 pour 11 degrés de liberté) entre drainage et apports sous couvert (FIG. 3). S'écartent de cette corrélation, avec un drainage élevé, D Vxr. 20 où un stock important de matière organique accumulée, puis conservée en partie sous les formations antérieures (prairie) se minéralise progressivement, ainsi

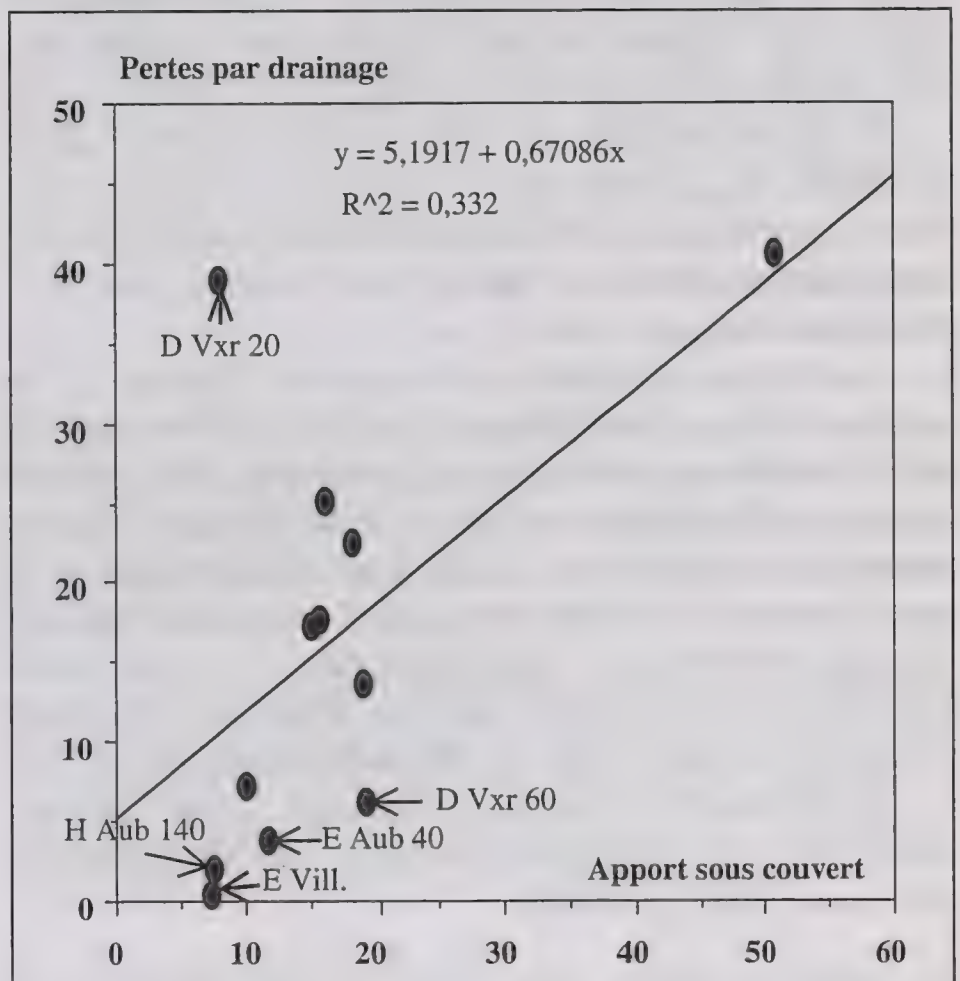


FIG. 3.– Pertes par drainage en fonction de l'apport au sol, en kg.ha^{-1}.an^{-1}.

Nitrogen loss in drainage water as a function of the below canopy deposition (kg.ha^{-1}.year^{-1}).

TABLEAU III.– Minéralisation de l'azote organique estimée par le bilan (Retours - minéralisation + fixation), et mesurée *in situ,* bilan (apports - drainage) et évolution du stock d'azote organique, en kg de N.ha^{-1}.an^{-1}.

Organic nitrogen mineralisation (kg.ha^{-1}.year^{-1}) :
1- by calculating uptake + drainage loss - below canopy input;
2,3,4 : by in situ measuring.
Difference between total deposition and drainage loss (5) (kg. ha^{-1}.year^{-1});
Evolution of the stock of organic nitrogen (kg.ha^{-1}.year^{-1}) (6).

	MINÉRALISATION				Différence apport - drainage	Δ azote organique
	Par bilan sur 60 cm	MESURÉE *IN SITU* SUR 15 CM				
		N-NO3	N-NH4	Totale		
	1	2	3	4	5	6
E Aub. 85	57,1	38,4	44,2	82,5	-0,4	+ 2,2
E Aub. 40	78,4	1,8	93,2	95,0	+14,9	+ 7,3
H Aub. 140	75,8	50,4	79,4	129,8	+14,2	+16,9
E Bonh. 70	89,8	–	–	–	+ 5,0	+ 9,3
E Gém. 85	88,4	–	–	–	+ 8,3	+ 5,9
E Month. 55	95,7	–	–	–	+22,6	+28,3
T S F Month.	88,6	–	–	–	+36,5	+35,6
D Vxr. 60	46,1	92,4	2,9	95,3	+16,4	+12,9
D Vxr. 40	64,1	47,4	12,1	59,5	- 3,9	- 4,1
D Vxr. 20	174,1	60,5	3,9	64,4	-23,3	-24,9
E Schl.	–	–	–	–	+6,0	–
E Vill.	–	–	–		+15,0	–

Source : MNHN

que, avec un drainage faible, la pessière de Villingen (appauvrie autrefois par ramassage de litières et sur sol peu drainé, donc éventuellement dénitrifiant), la pessière de 40 ans d'Aubure qui, nous le verrons plus loin, nitrifie très peu et consomme beaucoup, le peuplement de Douglas de 60 ans et la hêtraie d'Aubure qui organise fortement l'azote apporté.

Une analyse du bilan saisonnier (apports - drainage) fait apparaître, hors saison de végétation, des pertes plus élevées que les apports (le sol perd, outre l'apport externe, de l'azote minéralisé à partir de son stock d'azote organique) et, pendant la saison de végétation, des pertes très faibles (le peuplement consomme, outre l'azote minéralisé dans le sol, l'apport externe et l'écosystème se rembourse ainsi de ses pertes d'hiver) (BONNEAU & NYS, 1993).

Il est intéressant de noter que la vieille pessière d'Aubure, qui prélève peu, draine assez fortement : une faible consommation par le peuplement ne conduit pas forcément à une organisation de l'azote en excès et à une économie pour l'écosystème.

Les pertes par drainage mesurées à la base du sol ne représentent pas, probablement à cause de phénomènes de dénitrification au cours du trajet profond de l'eau, surtout dans les sédiments de fond de vallon, la charge en nitrates imposée aux émissaires. Ainsi, à Monthermé, pour une teneur moyenne en azote nitrique de l'eau de drainage à la base du sol de 8 $mg.L^{-1}$, on ne trouve dans l'émissaire voisin que 0,4 $mg.L^{-1}$. A Aubure, pour une teneur moyenne dans l'eau de drainage à 60 cm de profondeur de 2,5 $mg.L^{-1}$, le ruisseau n'en contient que 0,6 $mg.L^{-1}$, mais, dans les deux cas, les émissaires drainent des peuplements d'essences et d'âges variés.

ACIDIFICATION LIÉE AU CYCLE DE L'AZOTE

L'ammonification consomme des protons tandis que la nitrification en produit ; l'absorption de NH_4^+ par le peuplement en génère alors que celle de NO_3^- en élimine. On peut donc, suivant la formule proposée par VAN BREEMEN *et al* (1984), calculer l'acidification liée au cycle de l'azote par la formule :

$$\underline{\text{ACIDIFICATION}} = (\underline{\text{SORTIES - ENTRÉES DE } NO_3^-}) - (\underline{\text{SORTIES - ENTRÉES DE } NH_4^+})$$

Nous y avons ajouté un terme correspondant à un tiers de l'absorption foliaire : on sait en effet que NO_3^- est moins absorbé que NH_4^+ ; une partie de l'absorption foliaire se fait donc sous forme de NH_4NO_3 sans que des protons soient mis en jeu, mais le reste, que nous avons estimé au tiers du total, se fait sous forme de NH_4^+ échangé contre des cations basiques des tissus foliaires dont la perte est compensée par une absorption racinaire génératrice de H^+.

On arrive ainsi à une acidification d'un ordre de grandeur voisin de 1 $keq.ha^{-1}.an^{-1}$ de protons, mais fortement différenciée d'un peuplement à l'autre. On retrouve une forte acidification dans les peuplements à fort drainage d'azote (D Vxr. 20, E Month. 55), et une acidification quasi-nulle sous ceux qui perdent peu de nitrates (E Aub. 40, H Aub.140, E Vill.). Rappelons qu'une acidification de 1 $keq.ha^{-1}.an^{-1}$ correspond à une perte de de 20 kg de Ca ou 12 kg de Mg, ou, si les sols sont très acides, à un relargage d'Al^{3+} dans l'eau de drainage de 9 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$, ce qui, pour un drainage de 600 mm par an, correspond à 1,5 mg de Al par litre d'eau drainée. On s'explique ainsi que, dans certains bassins versants où les processus qui peuvent précipiter cet aluminium dans le sous-sol ne se produisent pas pour des raisons de structure et de géologie, les truites, sensibles à 0,2 $mg.L^{-1}$, aient disparu (PROBST *et al.*, 1990). Par contre, si l'aluminium rencontre dans le sous-sol des conditions favorables à sa précipitation, des cations basiques le remplacent comme accompagnateurs des nitrates dans l'eau des ruisseaux qui est alors de bien meilleure qualité biologique.

MINÉRALISATION DE L'AZOTE ORGANIQUE

Elle a d'abord été calculée, pour une épaisseur de sol de 60 cm, à partir du bilan suivant :

$$\underline{\text{MINÉRALISATION}} = \underline{\text{PRÉLEVEMENT AU SOL}} + \underline{\text{DRAINAGE - APPORT AU SOL}}$$

Les valeurs obtenues (TAB. III) s'échelonnent entre 50 et 174 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$, les peuplements à fort drainage correspondant aux minéralisations les plus élevées.

La minéralisation a par ailleurs été mesurée sur les 15 premiers cm du sol *in situ*, couches holorganiques exclues, par la méthode de RAISON (RAISON *et al.*, 1987) modifiée (JUSSY, 1993) : la teneur en azote minéral du sol d'un tube, où les racines ne pénètrent pas, extrait après un mois, est comparée à celle d'un échantillon initial, en tenant compte des pertes par drainage, évaluées sur résine échangeuse d'ions. On obtient généralement des valeurs supérieures à celles de la minéralisation calculées par bilan alors que ce devrait être l'inverse (épaisseur de 60 cm dans un cas et de 15 cm dans l'autre). Ceci est probablement explicable en grande partie par une sous-estimation du retour racinaire qui retentit sur le calcul du prélèvement, donc sur celui de la minéralisation par bilan : la valeur de ce retour de 2,5 fois le retour de feuilles avancée par HUNT & FOGEL semble donc assez vraisemblable. Cette comparaison des deux méthodes sous-entend l'hypothèse que les racines et mycorhizes contenues à l'intérieur du tube de mesure *in situ*, coupées de leur système racinaire, meurent et libèrent leur contenu d'azote par minéralisation, alors que certains auteurs estiment au contraire que leur décomposition consomme de l'azote minéral.

Source : MNHN

L'étude de la minéralisation *in situ* confirme, comme l'analyse des eaux de drainage, la forte activité nitrificatrice de ces sols de montagne malgré leur pH très bas (3,8 à 4,5 dans l'eau), déjà mise en évidence par JOSSERAND & BARDIN (1981).

SATURATION DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS DE MONTAGNE ; ÉVOLUTION DU STOCK D'AZOTE ORGANIQUE

ÅGREN & BOSATTA (1988) définissent un écosystème saturé en azote par le fait qu'il perd par drainage une quantité d'azote égale ou supérieure à celle qu'il reçoit de l'extérieur, c'est-à-dire que l'écosystème est incapable de retenir, même partiellement, l'azote apporté. Il faut être bien conscient que, dans cette définition, il s'agit de l'écosystème, comprenant le sol, qui peut éventuellement organiser de l'azote minéral ou minéraliser son azote organique, et le peuplement qui immobilise une certaine quantité d'azote dans ses tissus ligneux. Dans les écosystèmes étudiés, la différence (apport - drainage) (TAB. III) est généralement positive. Cependant elle est à peu près nulle pour E Aub. 85, vieux peuplement peu productif, et D Vxr. 40 ; elle est fortement négative dans D Vxr. 20 dont le passé forestier est relativement court, et où de la matière organique accumulée sous les formations antérieures continue à se minéraliser. Noter que la différence est fortement positive pour les deux peuplements ardennais, E Month.55 et TSF Month., malgré les apports externes très importants.

Si l'on s'intéresse plus particulièrement au sol, on peut se demander s'il a tendance à organiser de l'azote minéral de l'apport extérieur ou au contraire à réduire son stock d'azote organique par minéralisation progressive. Pour cela on calcule :

$$\Delta\,(\text{N ORGANIQUE}) = \text{RETOUR DE NÉCROMASSE} - \text{MINÉRALISATION} + \text{FIXATION DE N ATMOSPHÉRIQUE}$$

La fixation de N atmosphérique, dans les peuplements étudiés, se réduit à la fixation non symbiotique dans les couches de litière et les bois morts. Elle a fait dans le passé l'objet de quelques tentatives de chiffrage (LEMÉE & BICHAUT, 1973 ; REMACLE, 1977) qui aboutissent à un ordre de grandeur d'une dizaine de $kg.ha^{-1}.an^{-1}$, valeur que nous avons adoptée uniformément pour tous les écosystèmes étudiés. Pour la plupart des sols, le bilan d'azote est très proche de l'équilibre compte tenu du stock élevé d'azote organique (de l'ordre de 10.000 $kg.ha^{-1}$). Cependant D Vxr. 20 perd de l'azote organique, en raison de son passé de prairie. Dans les types de station où résineux et feuillus sont représentés, les feuillus ont un bilan plus positif que les résineux et organisent donc une proportion non négligeable des apports extérieurs. Toutefois, à Monthermé, même la pessière est assez fortement organisatrice. Ceci confirme les tendances observées dans les Vosges par THIMONIER (1994).

CONCLUSIONS

De ce tour d'horizon sur le cycle de l'azote dans les forêts de montagne il faut retenir essentiellement les points suivants :

• les apports totaux (pluie et dépôts secs et occultes) sont élevés : 8 à 70 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$; les feuillages et les lichens épiphytes en consomment une part importante ;

• la nitrification, malgré la forte acidité du sol, est généralement très active ;

• les apports d'été contribuent de manière non négligeable à la production des peuplements et la dépollution entraînera probablement, avec leur diminution, une baisse de la productivité des forêts, ainsi qu'une diminution des pertes à la base du sol (BONNEAU & NYS, 1993) ;

• les pertes par drainage sont contrastées : plus faibles sous les feuillus que sous les résineux ; elles semblent aussi plus faibles lorsque les sols ont subi dans le passé des pertes d'azote dues au ramassage des litières ou si les conditions physiques conduisent à une dénitrification élevée ; elles sont au contraire plus fortes sous les jeunes peuplements établis sur des sols riches en matière organique (anciennes landes, anciennes prairies) ;

• la charge d'azote nitrique des émissaires est nettement plus faible que celle des eaux qui percolent à la base du sol, probablement à cause de phénomènes de dénitrification dans les situations où la circulation de l'eau se ralentit, notamment dans les sédiments de fond de vallon ;

• la production de NH_4^+ et NO_3^- semble suffisante, et même excédentaire, dans les forêts étudiées qui sont d'un niveau de productivité relativement élevé. On n'a donc pas lieu de présumer une utilisation, par l'intermédiaire des mycorhizes, de composés tannins-protéines solubles qui pourraient suppléer le manque de production d'azote minéral dans certaines formations végétales très acidiphiles (CHAPIN, 1995 ; NORTHUP *et al.*, 1995).

• malgré les apports élevés, la plupart des écosystèmes ne sont pas saturés en azote et organisent ou consomment une part au moins des apports externes. A station identique les feuillus organisent plus que les résineux. Les jeunes peuplements sur anciennes prairies se singularisent : ils sont sursaturés ;

• le cycle de l'azote est à l'origine d'une acidification importante des sols qui dépasse souvent 1 $keq.ha^{-1}.an^{-1}$ de H^+, sauf sous certains peuplements feuillus ou dans des écosystèmes dont le sol a été autrefois appauvri en azote et qui laissent drainer peu de nitrates ;

• le cycle de l'azote dans les écosystèmes de montagne est la résultante de nombreux facteurs : intensité des

Source : MNHN

apports, production, histoire des peuplements ; "l'équilibre microbiologique" semble jouer un grand rôle : le passage d'une lande ou d'une prairie à la forêt, ou d'une forêt feuillue à un reboisement résineux correspond à un déséquilibre entre consommation des peuplements et activité de la microflore, ce qui se traduit par des pertes d'azote minéral par drainage. Il faut probablement plusieurs décennies pour qu'un nouvel équilibre s'établisse entre apports, minéralisation et prélèvement par les arbres.

BIBLIOGRAPHIE

ÅGREN, G.I. & BOSATTA, E., 1988.– Nitrogen saturation of terrestrial ecosystems. *Environ. Pollut.* 54 : 185-197.

BONNEAU, M. & NYS, C., 1993.-A nitrogen cycle model for calculating the reduction of N input necessary to reduce soil acidification and nitrate leaching and the consequences of it for wood production., *Water, Air and Soil Pollution,* 69 : 1-20.

BRUMME, R., LEIMKE, U. & MATZNER, E., 1992.– Interception and uptake of NH_4 and NO_3 from net deposition by above ground parts of youg beech trees. *Plant and Soil,* 142 : 278-279.

CHAPIN, F.S., 1995.– New cog in the nitrogen cycle. *Nature,* 377, 199-200.

DAMBRINE, E.,1995.– *Rapport définitif de la convention n° 2.63.0010 ADEME / INRA.* INRA, Département des Recherches forestières, Equipe "Cycles biogéochimiques", Centre INRA de Nancy, 26p.

DAMBRINE, E. 1995.– NIPHYS Report. Document Communauté Européenne.

FEGER, K. H. & BRAHMER, G., 1992.– Wassergüteänderungen durch erhöhte Stickstoff- und Schwefel-Einträge in Waldökosysteme. *Wasser + Böden*, 44, Heft 3.

HUNT, G.A. & FOGEL, R.A., 1985.– Direct measurement of ectomycorrhizal biomass. *Proceedings of the 6th North American Conference on Mycorrhizae, June 25-29, 1984, Bend, Oregon, U.S.A.* Compiled and edited by Randy Molina. Forestry Business Office, College of Forestry, Oregon State University, Corvallis, OR 87331-5704.

JOSSERAND, A. & BARDIN, R., 1981.– Nitrification en sol acide. I-Mise en évidence de germes autotrophes nitrifiants (genre Nitrobacter) dans un sol forestier sous résineux. *Écologie et Biologie du Sol,* 18 : 425-445.

JUSSY, J.H., 1993.– Contribution à l'étude de la minéralisation et de la nitrification de l'azote dans trois peuplements forestiers des Vosges. *DEA Pédologie "Les sols dans les écosystèmes continentaux".* Univ. Henri Poincaré-Nancy I; 48p.

LEMÉE, G. & BICHAUT, N., 1973.– Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. II-Décomposition de la litière des feuilles des arbres et libération des bioéléments. *Oecologia Plantarum*, 8 : 153-174.

LINDBERG, S.E., LOVETT, C.M., RICHTER, D.D. & JOHNSON, D., 1986.– Atmospheric deposition and canopy interaction of major ions in a forest. *Science*, 231 : 141-145.

MARQUES, R., 1996.– Dynamique et fonctionnement minéral d'une plantation de Douglas (*Pseudotzuga Menziesli Mirb. France) dans les Monts du Beaujolais.* Thèse ENGREF, INRA Centre de Nancy. Cycles biogéochimiques : 240 p.

MOHAMMED AHMED, Daldoum, 1992.– *Rôle du facteur édaphique dans le fonctionnement biogéochimique et l'état de santé de deux pessières vosgiennes. Effet d'un amendement calci-magnésien.* Thèse de Docteur de l'Université Henri Poincvaré, Nancy I. INRA, Équipe Cycles Biogéochimiques, Centre de Nancy.

MOHAMMED AHMED, RANGER J., 1994.– The biogeochemical cycle in a healthy and highly productive Norway spruce (*Picea abies)* ecosystem in the Vosges (France). *Can. J. of For. Res.*, 24 : 839-849.

NORTHUP, R.R., ZENGSHOU, Y., DAHLGREN, A. & VOGT, K.A., 1995.– Polyphenol control of nitrogen release from pine litter. *Nature*, 377 : 227-229.

NYS, C., 1987.– *Fonctionnement du sol d'un écosystème forestier. Conséquence des enrésinements.* Thèse de Docteur ès Sciences Naturelles Université Henri Poincaré, Nancy *I, UER G.S.M.* 207 p.

NYS, C., RANGER, D. & RANGER, J., 1983.– Étude comparative de deux écosystèmes forestiers feuillu et résineux des Ardennes primaires françaises. III -Minéralomasse et cycle biologique. *Ann. Sci. forest.*, 40 : 41-67.

PERSSON, H., 1978.– Root dynamics in a young Scots pine stand in central Sweden. *Oikos*, 30 : 508-519.

PROBST, A., DAMBRINE, E., VIVILLE, D. & FRITZ, B., 1990.– Influence of acid atmospheric inputs on surface water chemistry and mineral fluxes in a declining spruce stand within a small granitic catchment (Vosges Massif - France). *J. of Hydrology,* 116 : 101-124.

PROBST, A., MASSABUAU, J-C., PROBST, J-L. & FRITZ, B., 1990.– Acidification des eaux de surface sous l'influence des précipitations acides : rôle de la végétation et du substratum, conséquences pour les populations de truites. Le cas des ruisseaux des Vosges. *C. R. Acad. Sci.* Paris, 311, Série II : 405-411.

RAISON, R., CONNELL, M.J. & KHANNA, P.K., 1987.– Methodology of studying fluxes of soil mineral N *in situ. Soil Biology and Biochemistry,* 9 : 521-530.

RANGER, J., MARQUES, R., COLIN-BELGRAND, M., FLAMMANG, N. & GELHAYE, D., 1996.– La dynamique d'incorporation d'éléments nutritifs dans un peuplement de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Franco). Consequences pour la gestion sylvicole. *Revue forestière française*, XLVIII : 217-230.

REMACLE, J., 1977.– Microbial transformation of nitrogen in forests. *Œcologia Plantarum*, 12 : 33-43.

ULRICH, E., 1995.– Le réseau RENECOFOR : objectifs et réalisation. *Rev. For. Fr.* XLVII, 2 : 107-124.

THIMONIER, A., 1994.– *Changements de la végétation et des sols en forêt tempérée européenne entre 1970 et 1990. Rôle possible des apports atmosphériques.* Thèse de Doctorat en Biologie végétale, Université de Paris XI / Orsay, 179 p.

VAN BREEMEN, N., DRISCOLL, C.T. & MULDER, J., 1984.– Acid deposition and internal proton sources in acidification of soils and waters. *Nature*, 307 : 599-604.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 341-349

ÉVOLUTION RÉCENTE DES SOLS, DE LA VÉGÉTATION ET DE LA PRODUCTIVITÉ DES FORÊTS DE MONTAGNE FRANÇAISES*

Jean-Luc DUPOUEY[1], Michel BECKER[1], Didier BERT[1], Gérard CADEL[2], Yves LEFEVRE[3], Jean-François PICARD[1] & Anne THIMONIER[1]

[1] *Équipe Phytoécologie, I.N.R.A., 54280 Champenoux, France (dupouey@nancy.inra.fr)*
[2] *Laboratoire de Biologie Végétale, Université de Grenoble I, B.P. 53 X, 38041 Grenoble Cedex, France.*
[3] *Équipe Sols et Nutrition, I.N.R.A., 54280 Champenoux, France.*

SUMMARY
(original scientific paper)

RECENT CHANGES OF SOIL, VEGETATION AND PRODUCTIVITY IN FRENCH MOUNTAIN FORESTS.
Our knowledge of the real impact on forests of rapid environmental changes which occurred during the last century is still very limited. Between in situ studies, which started only very recently, and palaeoecological data, the time or spatial resolution of which does not allow a fine description of the last decades, we present here a synthesis of our work on current dynamics in the French mountains. We used a diachronic (resampling studies) or dendrochronological (tree-ring based information) approach. In the Vosges mountains, we observed an acidification of soils and an increase of acidophilous species, as well as a decrease of the C/N ratio in the soil. In the Alps, a significant upward shift of vegetation occurred during the last 22 years. Radial growth of trees increased by a large amount for all species, in all regions under study. These changes can be partly ascribed to atmospheric deposition and global change (climate change, CO2 increase). However, direct human impact, mainly pastoralism and sylviculture, or natural processes linked to tree ageing and ecosystem maturation, and possible methodological bias could also explain part of our results. Some research perspectives are finally given.

KEY WORDS: Soil - Vegetation - Forest - Productivity - Water-use - Efficiency - Dynamics - Mountain.

RÉSUMÉ
(travail original)

Notre connaissance de la réaction des forêts aux changements environnementaux intervenus au cours du siècle écoulé est encore très partielle. Entre les études de suivi in situ d'écosystèmes forestiers, démarrées très récemment, et la paléoécologie classique dont la résolution temporelle ou spatiale ne permet pas l'étude fine des dernières décennies, nous présentons ici une synthèse de nos travaux portant sur la dynamique récente des forêts de montagne françaises. Notre approche est diachronique (rééchantillonnage de la végétation ou des sols) ou dendrochronologique (utilisation de l'information contenue dans les cernes des arbres). Dans les montagnes vosgiennes, nous observons une acidification des sols et de la végétation, ainsi qu'un accroissement de la disponibilité en azote. Dans les Alpes, une progression en altitude de la végétation est mise en évidence. On constate enfin une augmentation de la croissance radiale des arbres, quelle que soit l'espèce ou la région étudiée. Ces évolutions sont en partie imputables aux dépôts atmosphériques et aux changements globaux (climat, CO_2). Les actions humaines directes, principalement le pastoralisme et la sylviculture, mais aussi les modifications liées au vieillissement des arbres ou à la maturation des écosystèmes, et d'éventuels biais méthodologiques non encore décelés pourraient aussi expliquer certaines de nos observations. Quelques perspectives de recherches issues de ces résultats sont données.

MOTS CLÉS : Sol - Végétation - Forêt - Productivité - Efficience d'utilisation de l'eau - Dynamique - Montagne.

INTRODUCTION

L'homme a profondément modifié son environnement, en particulier forestier, dès l'époque néolithique. Les changements d'usage et d'occupation des milieux naturels ont accompagné les progrès techniques et les évolutions sociales. Depuis la révolution industrielle du XIX[e] siècle, l'impact humain sur l'environnement terrestre a pris une ampleur inégalée jusqu'alors, en provoquant des modifications significatives de l'environnement physique et chi-

* Manuscrit reçu le 28 novembre 1996; version révisée acceptée pour publication le 18 octobre 1997.

Source : MNHN

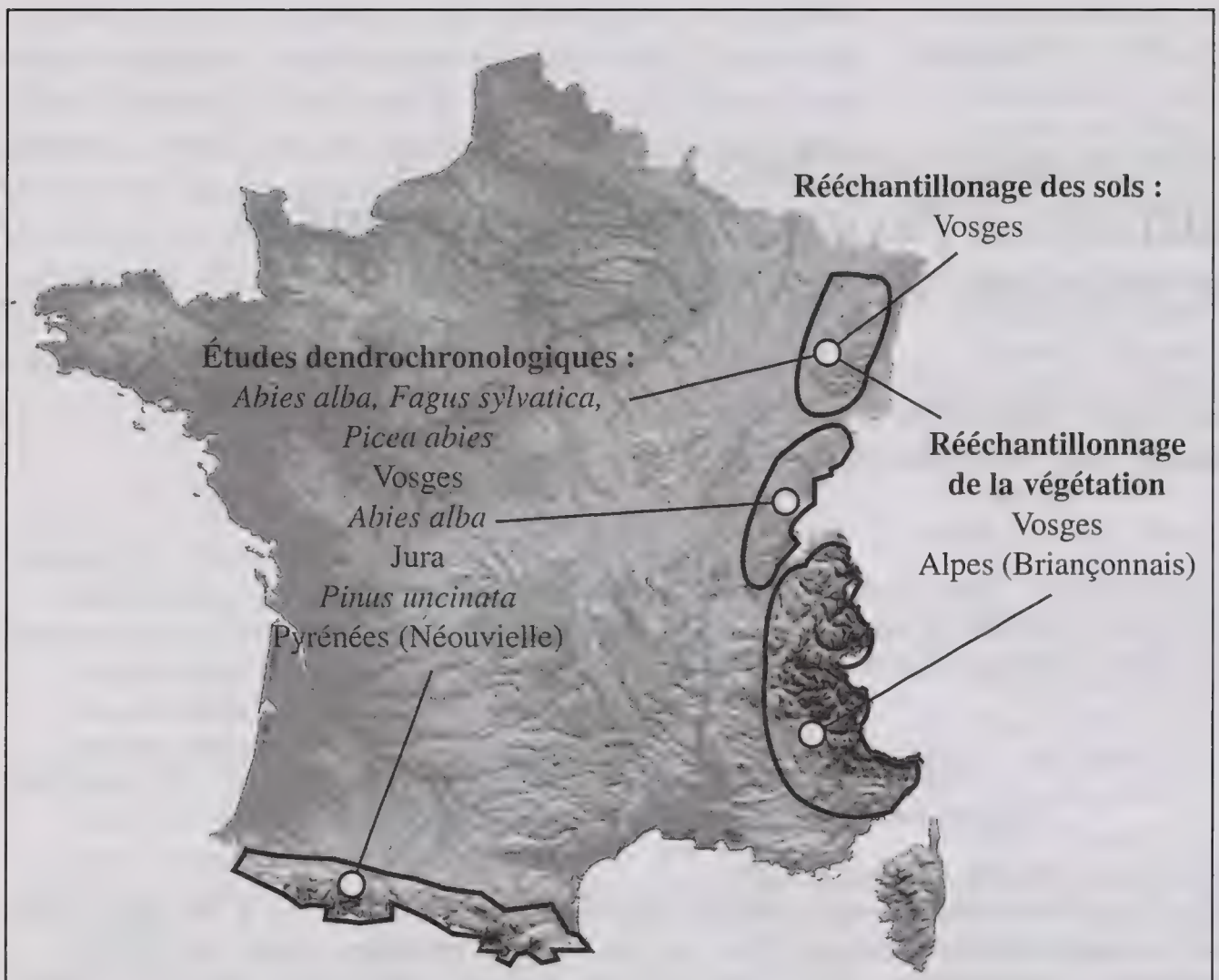


FIG.1.– Montagnes étudiées dans le présent travail, et caractéristiques des écosystèmes forestiers prises en compte dans chacune d'entre elles.

Map of the mountains studied and tools used in the present study.

mique de la biosphère terrestre. Il est rapidement apparu que de nombreuses informations nous manquaient sur l'impact réel de ces changements environnementaux sur l'état et le fonctionnement des écosystèmes.

Les études expérimentales réalisées au cours du XX^{e} siècle ont apporté de très nombreuses informations sur les mécanismes de base qui régissent la réaction des êtres vivants aux changements environnementaux. Malheureusement, les résultats de ces études en milieux contrôlés ne peuvent pas être directement extrapolés aux milieux naturels. Ces expériences ne sont le plus souvent réalisées que sur de jeunes plants, pendant de très courtes périodes de temps (quelques années au maximum) en comparaison avec la durée de vie des peuplements forestiers. De plus, on ne peut contrôler lors de ces expériences qu'un très faible nombre de paramètres, alors qu'en milieu naturel, de très nombreux facteurs interagissent. Notre connaissance de la réaction réelle des peuplements naturels est donc très faible. Les études *in situ* du fonctionnement des peuplements adultes n'ont démarré que très récemment, et ne peuvent porter que sur un nombre limité de cas. La voie de la modélisation permet, mais là aussi de façon encore très simplifiée, d'approcher le fonctionnement de ces systèmes naturels complexes. Il apparaît donc nécessaire de développer une approche de type diachronique, basée sur le suivi permanent de placettes forestières, ou sur l'utilisation de paléoindicateurs ayant une haute résolution spatiale et temporelle, pour caractériser les changements des écosystèmes forestiers au cours des dernières décennies. Cette approche, à la jonction entre paléoécologie et étude du fonctionnement actuel, est nécessaire à la validation des résultats expérimentaux ou de modélisation, et peut permettre la mise en évidence de nouveaux mécanismes de changement des écosystèmes forestiers. Elle n'a été que peu développée jusqu'à maintenant à cause de la rareté et du manque de fiabilité des données anciennes disponibles, mais surtout parce que l'idée même que les écosystèmes forestiers aient pu évoluer significativement en un laps de temps très court sous l'effet de changements environnementaux est relativement neuve.

Le domaine montagnard présente naturellement un terrain particulièrement propice à l'étude des effets des changements environnementaux : gradients de variation extrêmement rapides pour de nombreux facteurs, qui offrent donc un fort potentiel de détection précoce des variations environnementales, même faibles ; présence d'objets biologiques à leur limite de répartition et donc, là encore, possédant une capacité de réponse accrue aux modifications environnementales. LANDMANN & BONNEAU (1995) et GUISAN *et al.* (1995) analysent l'impact des changements régionaux (pollution atmosphérique) et globaux (CO_2, climat) sur les montagnes françaises. Les efforts de recherche ont surtout porté jusqu'alors sur l'étude et la modélisation du fonctionnement actuel des écosystèmes forestiers ou les reconstructions paléoécologiques de leur évolution à l'échelle de l'Holocène.

À la suite de ces travaux, nous présentons ici une synthèse de nos études sur les changements intervenus dans les forêts de montagne au cours des dernières décennies ou du siècle écoulé, par des approches de type diachronique : rééchantillonnage des sols, de la végétation et études dendrochronologiques. On présentera tout d'abord brièvement les échantillons sur lesquels ont porté nos études (FIG. 1) et les problèmes méthodologiques posés par chacune des approches employées. On donnera ensuite les principaux résultats obtenus. On en discutera enfin l'interprétation, en insistant sur certaines pistes de recherches ouvertes par ces résultats.

Source : MNHN

MÉTHODES D'ÉTUDE DES CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX EN FORET

CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITÉ DES ARBRES

Différentes méthodes existent pour étudier les modifications de productivité des arbres à long terme, selon l'échelle adoptée. À l'échelle du peuplement, seules les études de générations successives de peuplements dans des placettes permanentes, traitées de la même façon, sont utilisables. À l'échelle régionale, la dendrochronologie ou les comparaisons d'inventaires forestiers (KAUPPI *et al.*, 1992) permettent d'apporter des éléments de réponse. Enfin, à l'échelle globale, l'étude des flux entre biosphère et atmosphère par l'intermédiaire du suivi à long terme de la composition de l'air (en isotopes en particulier) peut aussi apporter quelques éléments d'information. Nous ne disposons en France d'aucune placette de suivi à long terme de la productivité forestière ayant déjà porté plusieurs générations d'arbres, contrairement à nos voisins allemands (KENK *et al.*, 1989). Les seules voies d'exploration possibles pour les montagnes françaises sont donc les comparaisons d'inventaires forestiers et la dendrochronologie. Les cernes de croissance fournissent en effet un enregistrement à long terme de la productivité des arbres. Les méthodes d'échantillonnage et d'analyse que nous avons employées sont expliquées en détail par BECKER *et al.* (1995). La principale caractéristique de notre approche est la réalisation d'un échantillonnage de plusieurs centaines d'arbres de toutes classes d'âge, afin de pouvoir séparer les effets des changements environnementaux de ceux du vieillissement naturel des arbres sur leur croissance radiale.

CHANGEMENTS D'EFFICIENCE D'UTILISATION DE L'EAU DES ARBRES

Le contenu relatif du bois en carbone 13 et carbone 12 permet de reconstituer l'évolution à long terme de l'efficience intrinsèque pour l'eau, qui est une composante de l'efficience d'utilisation de l'eau des arbres, c'est-à-dire du rapport entre carbone fixé par la plante et eau consommée. Ce paramètre joue un rôle fonctionnel important dans le bilan hydrique et carboné des écosystèmes forestiers. L'approche théorique sous-jacente est décrite par DUPOUEY *et al.* (1995). Nous l'avons appliquée à l'étude de l'évolution, au cours du siècle écoulé, de l'efficience intrinsèque pour l'eau du sapin (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. On trouvera une description précise de l'échantillonnage réalisé dans BERT (1993).

ÉTUDE DES CHANGEMENTS DE SOLS

Les études diachroniques d'évolution des sols se heurtent à la quasi absence de points d'observations anciens précisément localisés. Les travaux démarrés dans le cadre du programme DEFORPA (BONNEAU & LANDMANN, 1992) ou antérieurement offrent maintenant un recul suffisant pour permettre l'étude des tendances à long terme dans la fertilité et la chimie des sols. Nous présentons ici une synthèse des résultats de trois études de rééchantillonnage concernant le massif vosgien. La première avait été mise en place en 1970 afin de caractériser la variabilité stationnelle globale (sols, végétation et productivité) des hêtraies du Nord-Est de la France (THIMONIER, 1994). La seconde concerne une expérience de fertilisation des sapinières vosgiennes mise en place en 1970 (voir BECKER *et al.*, 1992, pour une description du dispositif). La troisième correspond aux sols échantillonnés en vue de la réalisation de la carte des sols de Saint-Dié en 1970 (LEFÈVRE, 1997).

ÉTUDE DES CHANGEMENTS DE VÉGÉTATION HERBACÉE

Des dizaines de milliers de relevés de végétation ont été effectuées dans les montagnes françaises depuis le début de ce siècle, grâce aux travaux des phytosociologues. Bien qu'en faible proportion, certains de ces relevés ont été localisés avec précision et sont donc utilisables pour le suivi de la dynamique de la végétation herbacée à l'échelle du peuplement (SOLICHON, 1993). Pour les montagnes françaises, nous avons réalisé trois études de rééchantillonnage de la végétation. L'une, menée dans l'ensemble des hêtraies du Nord-est de la France, inclut 5 placettes se situant dans les montagnes vosgiennes (THIMONIER, 1994). La seconde a été réalisée dans une expérience de fertilisation d'une sapinière vosgienne, où l'évolution de 25 placeaux témoins a pu être comparée à celle des placeaux fertilisés, à vingt ans d'intervalle (BECKER *et al.*, 1992). La dernière s'est basée sur la relocalisation dans le Briançonnais de 73 placettes dans les étages montagnard et subalpin.

PRINCIPAUX RÉSULTATS ACQUIS AU COURS DES 10 DERNIERES ANNÉES

ÉVOLUTION DES SOLS

On observe deux tendances dans les analyses des sols vosgiens à 20 ans d'intervalle. D'une part, une désaturation forte et très significative des horizons superficiels du sol (TAB. I). Cette désaturation apparaît clairement proportionnelle au taux de saturation initial (FIG. 2). La vitesse relative de désaturation est identique pour les sols sous peuplements résineux ou feuillus, même si la valeur absolue de la désaturation sous feuillus (-6 %) est plus importante que sous résineux (-2 %). Cette baisse du taux de saturation est la conséquence de deux phénomènes : d'une part, une augmentation de la capacité d'échange cationique de la quasi-totalité des sols étudiés, d'autre part, une baisse de la teneur en cations échangeables, principalement calcium, mais

Source : MNHN

TABLEAU I.– Modifications des propriétés chimiques observées entre 1970 et 1990 dans 29 horizons de surface de sols vosgiens. Valeurs initiales et variation au cours des 20 dernières années (hypothèse nulle de stabilité des valeurs rejetée avec un risque de première espèce de 1 %° : ***, 1 % : **, 5 % : * ou non rejetée : ns).

Changes of chemical characteristics in the top layer of 29 soils from the Vosges mountains between 1970 and 1990: initial value and magnitude of change.

	FEUILLUS (12 placettes)		RÉSINEUX (17 placettes)	
	valeur initiale (1970)	valeur modifiée (1990-1970)	valeur initiale (1970)	valeur modifiée (1990-1970)
Azote (g/100 g)	0.39	+0.06ns	**0.35**	**+0.12****
Carbone (g/100 g)	7.1	-0.2ns	**6.6**	**+2.1****
C/N	**17.9**	**-1.8***	20.8	-1.7ns
Calcium (meq/100 g)	**1.48**	**-0.8***	**0.65**	**-0.2***
Magnésium (meq/100 g)	**0.38**	**-0.12****	0.23	-0.04ns
Taux de saturation	**14.0**	**-5.7*****	**6.8**	**-2.1*****

aussi magnésium. On observe ainsi en moyenne dans les hêtraies acides du Nord-Est de la France des pertes de l'ordre de 1 kg/ha/an de calcium et de 2 à 3 kg/ha/an de magnésium. Cette baisse du taux de saturation s'accompagne d'une baisse de pH, de 0.5, dans les hêtraies de montagne. Sous résineux, le pH ne varie pas significativement.

L'autre résultat marquant est la baisse très significative du rapport C/N (TAB. I), sans augmentation du taux de carbone dans les peuplements de feuillus. Dans les peuplements de résineux, la baisse du C/N n'est pas significative. De plus, les très fortes augmentations des taux de carbone et d'azote qui y sont observées suggèrent un problème de fiabilité du rééchantillonnage dans ces peuplements.

Dans les horizons minéraux sous-jacents, on retrouve les mêmes tendances : désaturation et diminution du rapport C/N. Mais la variabilité des évolutions entre sites est beaucoup plus forte que dans le cas des horizons organominéraux.

CHANGEMENTS DE VÉGÉTATION

Les relevés refaits dans les Vosges montrent une forte progression, au cours des 20 dernières années, de la fréquence de présence et du recouvrement de nombreuses espèces. Ce sont principalement des espèces à caractère neutro- ou nitrophile (*Rubus idaeus*, *Rubus fruticosus*) ou des espèces de coupes et milieux ouverts (*Sorbus aucuparia*, *Solidago virgaurea*, *Digitalis purpurea*, *Galeopsis tetrahit*), mais aussi des espèces à tendance acidophile (*Polytrichum formosum*, *Deschampsia flexuosa*, *Luzula luzuloides*, *Dryopteris carthusiana*). Deux espèces caractéristiques du mull régressent dans les hêtraies (*Lamiastrum galeobdolon*, *Galium odoratum*). En sapinière, la myrtille (*Vaccinium myrtillus*), acidophile stricte, est une des rares espèces à ne pas progresser. Par rapport à la situation initiale, on observe globalement une acidification dans les hêtraies et une eutrophisation dans la sapinière. La modification de la flore observée en sapinière est, en terme de changements de fréquence de présence des espèces, comparable à celle observée après un amendement calcaire modéré. Le nombre d'espèces observées par relevé (diversité α) augmente sensiblement (de 24 à 30 espèces par relevé en moyenne dans les hêtraies). Ces changements modifient la physionomie du sous-bois. On trouvera une description détaillée de ces résultats dans THIMONIER (1994) et BECKER *et al.* (1992).

Dans les Alpes du Sud, le calcul de l'altitude moyenne à laquelle on rencontre une espèce donnée à chaque date (moyenne des altitudes de tous les relevés dans lesquelles l'espèce est présente) montre une très nette progression en altitude de la majorité des espèces : 159 espèces progressent en altitude, alors que 99 espèces voient leur altitude moyenne baisser (TAB. II). Parmi ces dernières espèces dont l'altitude moyenne régresse, une large proportion (60 %) montre un déplacement significatif de leur aire locale de répartition vers les versants plus froids. Le déplacement altitudinal moyen, calculé sur l'ensemble des 316 espèces observées, est une progression, statistiquement très significative, de +16 mètres en 22 ans.

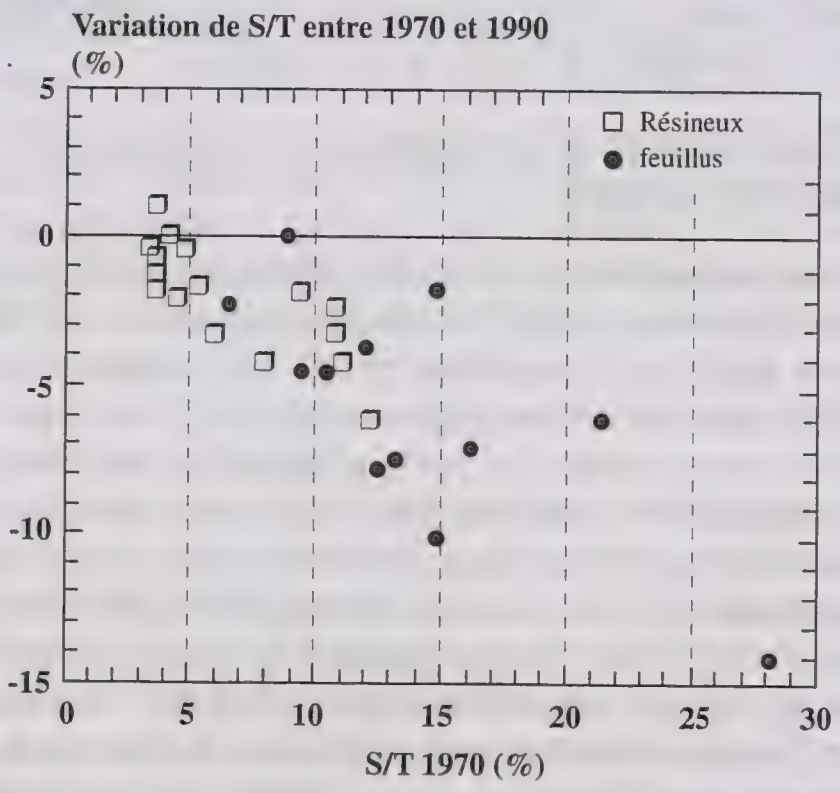


FIG. 2.– Évolution du taux de saturation des sols de 29 pédons sous feuillus (principalement hêtre) ou résineux (principalement sapin) dans les Vosges entre 1970 et 1990, en fonction de la valeur initiale.

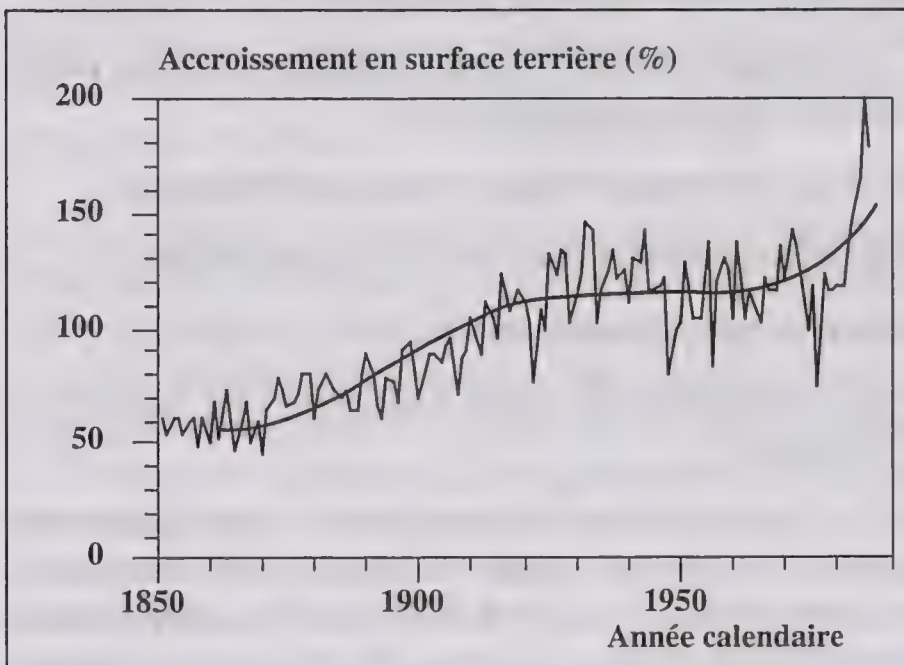
Changes of base saturation in the upper layer of 29 soils in the Vosges mountains, under broadleaves (mainly Fagus sylvatica*) or conifers (mainly* Abies alba*) between 1970 and 1990, in relationship with the initial 1970 value.*

Source : MNHN

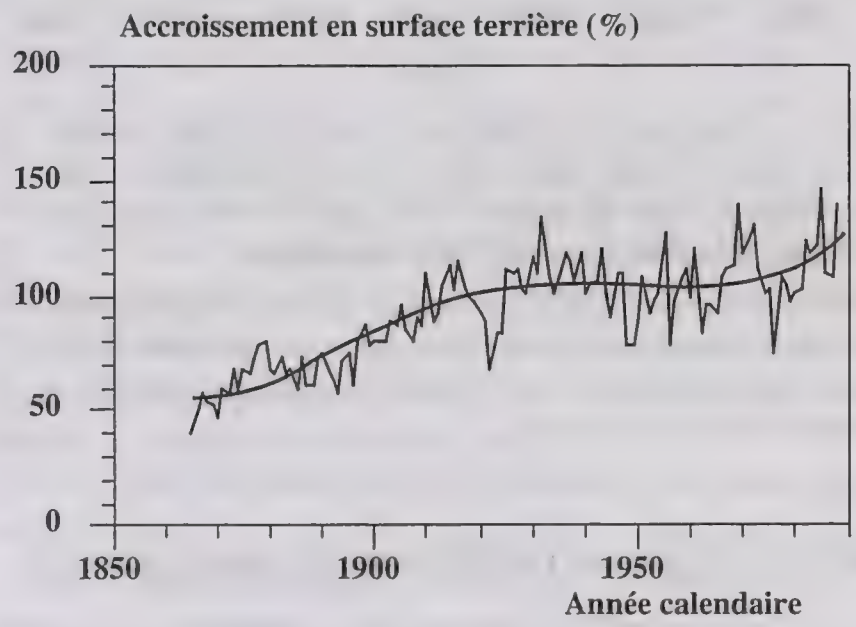
Tableau II.– Nombre d'espèces végétales de 73 sites des forêts du Briançonnais présentant une montée, une descente, ou des déplacements de versant au cours des 22 dernières années.

Number of plant species displaying an upward, downward, northward or southward shift in 73 plots of the Briançonnais region (Alps) during the last 22 years.

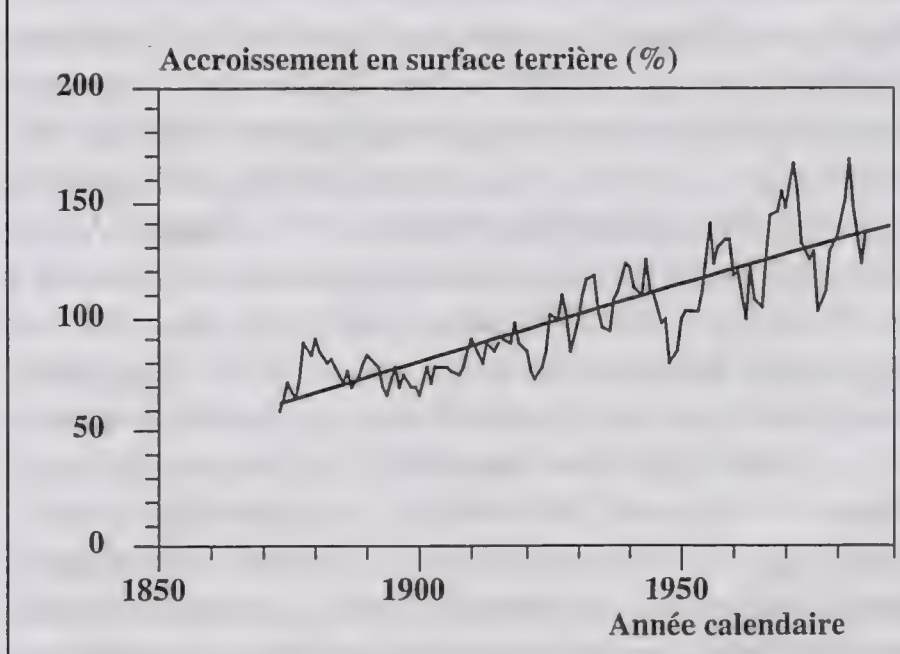
	Déplacement vers l'exposition Sud	Stabilité	Déplacement vers l'exposition Nord	Total
Déplacement vers le haut	**78**	7	**74**	**159**
Stabilité	1	57	0	58
Déplacement vers le bas	**36**	3	**60**	**99**
Total	**115**	67	**134**	316



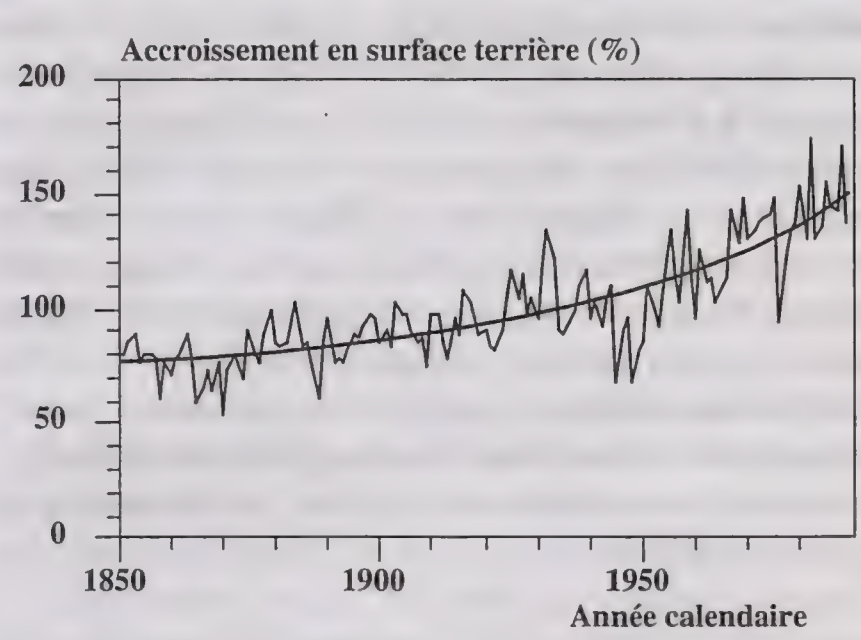
(a) Croissance radiale du sapin dans les Vosges (Becker, 1989) : 1475 arbres - 277 sites.



(b) Croissance radiale du sapin dans le Jura (Bert, 1992) : 1248 arbres - 208 sites.



(c) Croissance radiale de l'épicéa dans les Vosges (Becker et al., 1995) : 1050 arbres - 181 sites.



(d) Croissance radiale du hêtre dans les Vosges (Picard, 1995) : 947 arbres - 155 sites.

Fig. 3.– Évolution de la croissance radiale individuelle des arbres dans 2 régions de montagnes françaises depuis un siècle, pour 3 espèces différentes (*Abies alba* dans les Vosges et le Jura, *Fagus sylvatica* dans les Vosges, et *Picea abies* dans les Vosges).

*Tree radial growth changes in two mountain regions of France since the last century, for three different species (*Abies alba *in the Vosges -1475 trees- and in the Jura -1248 trees-,* Fagus sylvatica *in the Vosges -947 trees-,* Picea abies *in the Vosges -1050 trees-).*

Source : MNHN

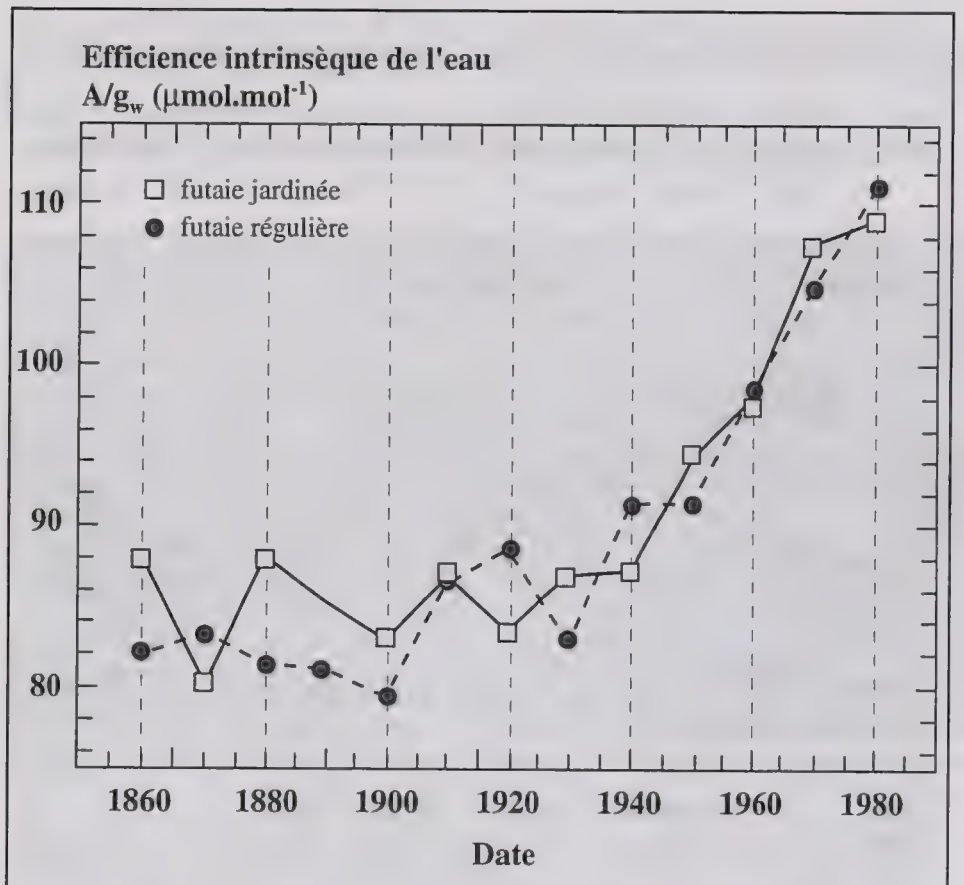


FIG. 4.– Évolution de l'efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau pour le sapin (*Abies alba*) dans le Jura depuis 1860, appréciée à l'aide du rapport $^{13}C/^{12}C$ de la cellulose du bois, pour des arbres de futaie régulière ou jardinée.

*Intrinsic water-use efficiency changes of silver fir (*Abies alba*) in the Jura mountains since 1860, calculated from the $^{13}C/^{12}C$ ratio of tree-ring cellulose. Trees were sampled in selection stands or even-age stands.*

MODIFICATIONS DE LA CROISSANCE DES ARBRES

Les outils dendrochronologiques ont permis de mettre en évidence une forte augmentation de la croissance radiale individuelle des arbres, à âge fixé, quelle que soit la région ou l'espèce étudiée (BECKER, 1989 ; BERT, 1993). Ces augmentations sont souvent très fortes : +90 % pour le hêtre dans les Vosges (PICARD, 1995), +120 % pour le pin à crochets dans les Pyrénées, +130 % pour l'épicéa dans les Vosges, +150 % pour le sapin dans le Jura, et +160 % pour le sapin dans les Vosges (FIG. 3). On les observe dans les forêts anciennement gérées et exploitées de l'étage montagnard des Vosges ou du Jura, en peuplements de futaies régulières ou de futaies jardinées, mais aussi pour des arbres poussant isolément, à la limite supérieure de la forêt pyrénéenne, en l'absence de toute exploitation forestière. On trouvera une synthèse détaillée de ces résultats dans BADEAU *et al.* (1996).

ÉVOLUTION DE L'EFFICIENCE INTRINSEQUE D'UTILISATION DE L'EAU POUR LE SAPIN DANS LE JURA

On observe une augmentation de 30 % de l'efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau pour le sapin dans le Jura depuis 1860, à âge constant (FIG. 4), calculée à partir de l'évolution du rapport $^{13}C/^{12}C$ de la cellulose du bois. Ce changement s'observe aussi bien en futaie régulière qu'en futaie jardinée. Il est le résultat d'une baisse du rapport des concentrations interne et externe en CO_2 calculé sur le siècle écoulé (BERT *et al.*, 1997).

DISCUSSION : CAUSES POSSIBLES DES CHANGEMENTS OBSERVÉS

On peut regrouper les causes possibles des changements observés en trois grandes catégories : les causes "internes", liées à la dynamique "normale" des écosystèmes forestiers, les causes "externes", liées à des changements de l'environnement forestier depuis un siècle, et les biais liés aux méthodes employées.

CAUSES ENVIRONNEMENTALES

Les modifications environnementales pouvant expliquer les évolutions précédentes sont :

- les dépôts atmosphériques, acides ou fertilisants ;
- les changements du taux de CO_2 atmosphérique ;
- les changements climatiques ;
- les changements de mode d'utilisation de la forêt par l'homme.

Les dépôts atmosphériques azotés ont très fortement augmenté en Europe depuis un siècle (voir ERISMAN & DRAAIJERS, 1995, et ULRICH & WILLIOT, 1993, pour une synthèse). Cette tendance s'est accélérée après la seconde guerre mondiale. Les Vosges et, dans une moindre mesure, le Jura font partie des zones européennes où les dépôts atteignent des niveaux significatifs (de l'ordre de 10 à 20 kg/ha/an d'azote). Les autres systèmes montagnards français ne sont que peu touchés par ces dépôts, si ce n'est localement. Ainsi, on mesure un dépôt total annuel, dans des pluviomètres hors couvert constamment ouverts, de moins de 5 kg/ha/an d'azote dans les Pyrénées et les Hautes-Alpes, d'environ 7 kg/ha/an dans l'Isère, et qui atteint 10 kg/ha/an dans les Alpes du Nord (ULRICH *et al.*, 1995). Nos résultats montrent que la végétation et les sols vosgiens enregistrent probablement ces modifications. Les dépôts acides soufrés sont en forte régression pendant la période étudiée sur l'Europe de l'Ouest (1970-1990), mais les dépôts cationiques capables de neutraliser ces apports acides aussi (HEDIN *et al.*, 1994). La désaturation des sols et l'accroissement de la fréquence des espèces acidoclines ou acidophiles observés dans les Vosges pourraient donc être liés à un bilan positif actuel des apports de protons, ou à un effet de dépôts acides plus importants mais plus anciens. Le mode de dispersion, souvent peu efficace, des espèces végétales forestières pourrait expliquer ce dernier effet retard.

L'augmentation de la productivité pourrait être aussi liée à ces apports d'azote fertilisants. Pourtant, son observa-

Source : MNHN

tion dans les Pyrénées, ou les niveaux de dépôts sont très faibles (ULRICH *et al.*, 1995), permet de conclure que l'azote ne peut être le seul facteur responsable de l'augmentation de la productivité. Le doublement du taux de CO_2 atmosphérique actuel (de 350 à 700 ppm) provoque, en milieu contrôlé, des augmentations de biomasse de l'ordre de 40 % en moyenne pour les résineux (CEULEMANS & MOUSSEAU, 1994). On connaît beaucoup moins bien quelle a pu être la conséquence du passage de 270 à 350 ppm intervenue au cours du siècle écoulé. On peut cependant penser qu'elle est en partie responsable des augmentations observées. Cette hypothèse est renforcée par l'observation de l'augmentation d'efficience d'utilisation de l'eau pour les sapins du Jura. Les observations en milieu contrôlé de l'effet d'une augmentation du taux de CO_2 ont en effet montré, de façon très générale et constante, une augmentation de l'efficience d'utilisation de l'eau. Nous confirmons pour la première fois, en milieu naturel montagnard, un tel changement à long terme de l'efficience d'utilisation de l'eau.

L'augmentation de température rapportée pour la plupart des longues séries météorologiques des montagnes d'Europe de l'Ouest (voir par exemple BÜCHER & DESSENS, 1991) peut bien sûr favoriser aussi la croissance, puisque les températures agissent directement sur la photosynthèse, le fonctionnement cambial, et indirectement sur la longueur de la saison de végétation. Ces augmentations de température à long terme pourraient aussi intervenir dans les changements de végétation que nous avons observés dans les forêts du Briançonnais. De tels déplacements ont aussi été observés dans les étages supra-forestiers de Suisse (HOFER, 1992) et d'Autriche (GRABHERR *et al.*, 1994). Toutefois, ces tendances climatiques globales ne sont pas toujours retrouvées au niveau des stations météorologiques locales. Si l'on observe bien une augmentation de la température annuelle moyenne au Pic du Midi de Bigorre (BÜCHER & DESSENS, 1991), à Besançon, Bâle et Strasbourg (BERT, 1992), ce n'est pas le cas à Briançon.

À côté de ces facteurs non directement contrôlés par l'homme, les rôles de la sylviculture et du pastoralisme sont certainement importants, mais difficiles à quantifier avec exactitude. Au cours du siècle écoulé, les forestiers rapportent divers changements d'intensité de la sylviculture des forêts de montagne, en fonction de la desserte et des moyens financiers disponibles, sur l'ampleur et la réalité desquels il n'est pas possible de se prononcer. Ce n'est que très récemment, au cours des dernières décennies, que des modifications allant dans le sens d'une gestion plus dynamique des peuplements sont documentées (coupes plus fréquentes visant à obtenir des peuplements de plus faible densité, choix plus raisonné et précis des provenances de graines employées lors des reboisements). Ces actions peuvent augmenter la productivité des peuplements, et modifier leur environnement (fertilité, climat lumineux…). Le pastoralisme, par contre, a clairement évolué depuis le siècle dernier, dans les Alpes et les Pyrénées. Son évolution pourrait donc jouer un rôle dans les changements observés dans le Briançonnais. Nous avons cependant évité, au cours de cette étude, les forêts ayant justement subi le plus de variations, à savoir les mélézeins (SOLICHON, 1993). Dans les Pyrénées, la pression de pâturage a fortement diminué dans la zone que nous avons étudiée. Nous ne savons pas cependant si cette diminution joue un rôle positif ou négatif sur la croissance radiale des arbres à la limite supérieure de la forêt.

FACTEURS INTERNES D'ÉVOLUTION DES PEUPLEMENTS

Le vieillissement des arbres modifie profondément leur fonctionnement physiologique. Leur productivité évolue et ils explorent des strates différentes de l'écosystème au cours de leur vie. Les recyclages de matière (azote, cations basiques, mais aussi carbone) tant internes à l'arbre (translocation) qu'externes (chute de litière et branches, exsudats foliaires ou racinaires) provoquent une redistribution des éléments. Ces facteurs de variation ont des effets qui peuvent se confondre avec ceux liés aux changements externes, et expliquent la nécessité d'échantillonner toutes les gammes d'âge lorsque l'on étudie les changements à long terme du fonctionnement des arbres.

Si les effets liés au vieillissement des arbres ont en effet été éliminés des études dendrochronologiques par un échantillonnage approprié, il n'en est pas de même pour les études de changements de végétation herbacée ou de contenu chimique des sols. En effet, au cours de l'évolution d'un peuplement forestier à partir de sa naissance (plantation, régénération naturelle succédant à une série de coupes ou à une perturbation naturelle destructrice…), des changements continus interviennent. La perturbation initiale provoque une modification du microclimat, et, le plus souvent, une minéralisation importante de la matière organique. Ce stock de matière organique peut ensuite se reconstituer lentement par accumulation. De même, la reconstitution ultérieure de l'indice foliaire provoque une diminution de la lumière au sol et donc, affecte aussi les processus de décomposition de la matière organique. Ces modifications, qui interviennent même en dehors de tout changement de l'environnement global, peuvent en partie expliquer certaines des évolutions que nous avons observées.

On observe, en parallèle avec la croissance, une acidification liée au prélèvement de cations dans la biomasse, qui peut être d'ampleur comparable à celle provoquée par les dépôts atmosphériques acides (TAMM & HALLBÄCKEN, 1985). Ainsi, l'immobilisation annuelle courante mesurée dans les troncs et branches de hêtre du Solling, en Allemagne, varie suivant les âges de 7,7 kg/ha/an à 29,3 kg/ha/an pour le calcium et de 0.9 à 1,9 kg/ha/an pour le magnésium (COLE & RAPP, 1981). Ces valeurs sont de l'ordre

Source : MNHN

de grandeur des pertes que nous avons observées dans les sols des hêtraies du Nord-Est de la France. Nous ne disposons pas pour nos sites de bilans précis, prenant en compte l'immobilisation dans la biomasse, les apports par l'altération du sol et les dépôts atmosphériques, qui seuls permettraient de juger si les pertes actuellement observées sur le complexe absorbant mettent en cause, à terme, la pérennité du stock d'éléments minéraux de ces écosystèmes.

BIAIS LIÉS AUX MÉTHODES D'ÉCHANTILLONNAGE

Nous ne citerons que quelques-uns des nombreux biais qui peuvent apparaître au cours de ces études. Lors des rééchantillonnages de sols, il faut non seulement relocaliser avec précision les sites d'étude, mais aussi les profondeurs de prélèvement, ce qui est plus délicat. Dans les sols à humus épais, un faible déplacement de la profondeur de prélèvement dans les horizons de surface peut induire de fortes variations des caractéristiques chimiques analysées. On peut ainsi expliquer la très forte variation des taux de carbone et d'azote observée dans les peuplements résineux des Vosges (mais non la variation du C/N). Il faut aussi s'assurer de la constance des méthodes analytiques employées. Par ailleurs, les relevés de végétation sont entachés d'un effet auteur connu de longue date (Leps & Hadincova, 1992).

Avec l'outil dendrochronologique, le principal biais est lié à l'hypothèse que les vieux arbres aujourd'hui vivants nous offrent un échantillonnage adéquat des jeunes peuplements qui existaient il y a plusieurs dizaines d'années. Si cette hypothèse est sans doute valable lorsqu'on ne remonte pas trop loin dans le temps, elle devient inapplicable sur de très longues périodes de temps. Le domaine temporel exact de validité de cette hypothèse est aujourd'hui inconnu.

CONCLUSION : QUELQUES PERSPECTIVES DE RECHERCHES

Il faut noter que si l'approche diachronique de l'évolution des sols et de la végétation s'est principalement basée jusqu'à maintenant sur le rééchantillonnage de points parfaitement localisés, il reste un énorme potentiel de recherche en rééchantillonnant des régions entières. Cette dernière approche a deux avantages : d'une part, elle ne nécessite pas de retrouver exactement les points anciens; d'autre part, puisque le but devient l'évaluation de tendances régionales, il n'est plus nécessaire d'avoir une grande précision de mesure, à chaque placette, du phénomène étudié. Par contre, il faut pouvoir disposer d'un grand nombre de points. Cette approche fournira certainement des résultats intéressants dans les années à venir, car il existe plusieurs petites régions naturelles en France où nous disposons de nombreuses données anciennes, mais non précisément localisées.

Il apparaît fondamental, dans ce type d'études, de séparer les effets de maturation interne des écosystèmes forestiers (vieillissement des arbres, âge du peuplement depuis la dernière coupe, âge post-glaciaire…) des effets dus à des changements environnementaux. Or, nous ne connaissons encore que peu de chose sur ces effets de maturation. Au niveau de l'arbre, les différences entre fonctionnement des jeunes plants et des arbres adultes sont encore très peu connues. Au niveau de l'écosystème, les effets à long terme des perturbations naturelles ou anthropiques qui viennent régulièrement réinitialiser le système sont aussi très mal connus : vitesse d'évolution du stock organique, acidification liée au prélèvement par les arbres, évolution de l'indice foliaire et donc de la lumière au sol…

Un autre écueil rencontré lors de l'interprétation des études en milieu naturel est la multiplicité des facteurs potentiellement responsables des changements constatés. On en observe le résultat combiné, sans grande possibilité de séparer leurs effets respectifs. Une voie de recherche possible serait l'échantillonnage sélectif de zones où l'influence de certains facteurs pourrait être écartée. Certaines régions boréales ou tropicales offrent de telles possibilités, avec des pressions anthropiques directes (sylviculture, pâturage) ou indirectes (pollutions diverses) limitées ou nulles.

Enfin, on notera que des progrès importants ont été permis au cours des dernières années par la maîtrise de nouveaux bio-indicateurs des variations environnementales, tels les variations isotopiques du contenu du bois (isotopes du carbone bien sûr, mais il reste à exploiter les possibilités offertes par les isotopes de l'azote ou de l'oxygène). À ce titre, la dendrochimie au sens large (Lévy *et al.*, 1996), ainsi que les analyses chimiques multi-élémentaires devraient apporter de nouveaux outils. L'analyse chimique foliaire pourrait aussi permettre d'apprécier les changements à long terme de la nutrition des arbres de montagne, comme le suggèrent les résultats déjà obtenus dans quelques rares forêts d'Europe (voir par exemple Landmann *et al.*, 1997). Concernant la productivité des forêts, aucune étude portant directement sur l'évolution des biomasses (c'est-à-dire prenant en compte l'évolution de la densité et du volume du bois, où, plus délicat encore, celle de la biomasse souterraine) n'a été encore menée. Concernant les conséquences à long terme des actions humaines, l'exploitation historique des archives en vue d'interprétations écologiques reste à développer (cadastres, écrits historiques, iconographies diverses).

Nous avons commencé il y a à peine quelques années à enregistrer les archives de notre environnement, grâce à des programmes tels que Renecofor (ONF, 1996). Il nous reste encore beaucoup de travail afin de reconstituer le passé des écosystèmes forestiers, même le plus récent.

Source : MNHN

REMERCIEMENTS

Les travaux présentés ici n'auraient pu être réalisés sans la mise en place des dispositifs d'origine, assurée par MM. Maurice BONNEAU, François LE TACON, Michel GURY et Jean TIMBAL que nous remercions d'avoir mis à notre disposition les données correspondantes. Erwin ULRICH nous a fourni les résultats de l'étude de l'épicéa dans les Vosges et nous l'en remercions. Ces travaux ont bénéficié de l'appui de plusieurs équipes de techniciens, que nous remercions tous ici. Enfin, de nombreux financeurs sont intervenus à divers stades : Union Européenne, Programme DEFORPA, Ministère de l'Agriculture, INRA, ONF, Région Lorraine. Qu'ils en soient remerciés, ainsi que les deux relecteurs anonymes de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

BADEAU, V., BECKER, M., BERT, G.D., DUPOUEY, J.L., LEBOURGEOIS, F. & PICARD, J.-F., 1996.– Long-term growth trends of trees : ten years of dendrochronological studies in France. *In* : SPIECKER, H., MIELIKAÏNEN, K., KÖHL, M. & SKOVSGAARD, J.P. (eds.), *Growth trends in European forests*, Springer-Verlag, Berlin : 167-181.

BECKER, M., BONNEAU, M. & LE TACON, F., 1992.– Long-term vegetation changes in an *Abies alba* forest : natural development compared with response of fertilization. *J. Veget. Sci.*, 3 : 467-474.

BECKER, M., 1989.– The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. *Can. J. For. Res.*, 19 : 1110-1117.

BECKER, M., BERT, G.D., BOUCHON, J., DUPOUEY, J.L., PICARD, J.F. & ULRICH, E., 1995.– Long-term changes in forest productivity : the dendroecological approach. In : LANDMANN, G. & BONNEAU, M. (eds.), *Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains*, Springer Verlag : 143-153.

BERT, G.D., 1992.– Influence du climat, des facteurs stationnels et de la pollution sur la croissance et l'état sanitaire du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Etude phytoécologique et dendrochronologique. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Nancy I : 200 p. + ann.

BERT, G.D., 1993.– Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura mountains : an ecological and dendrochronological study. *Acta Œcologica*, 14 : 229-246.

BERT, G.D., LEAVITT, S. & DUPOUEY, J.L., 1997.– Variations of wood $\delta^{13}C$ and water-use efficiency of *Abies alba* (Mill.) during the last century. *Ecology*, 78 : 1588-1596.

BONNEAU, M. & LANDMANN, G., 1992.– *Pollution atmosphérique et dépérissement des forêts dans les montagnes françaises. Programme DEFORPA. Rapport 1992*. Ministère de l'Environnement : 365 p.

BÜCHER, A. & DESSENS, J., 1991.– Secular trend of surface temperature at an elevated observatory in the Pyrénées. *J. of Climate*, 4 : 859-868.

CEULEMANS, R. & MOUSSEAU, M., 1994.– Tansley review n° 71 : Effects of elevated atmospheric CO_2 on woody plants. *New Phytol.*, 127 : 425-446.

COLE, D.W. & RAPP, M., 1981.– Elemental cycling in forest ecosystems. *In* : REICHLE, D.E. (ed.), *Dynamic properties of forest ecosystems*, Cambridge University Press, Cambridge : 341-409.

DUPOUEY, J.L., BERT, G.D., LEAVITT, S.W. & BECKER, M., 1995.– Utilisation des isotopes stables du carbone dans les cernes du bois comme bio-indicateurs des variations environnementales. *In* : MAILLARD, P. & BONHOMME, R. (eds.), *Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes*, INRA, Paris : 103-113.

ERISMAN, J.W. & DRAAIJERS, G.P.J., 1995.– *Atmospheric deposition in relation to acidification and eutrophication*, Elsevier, Amsterdam : 405 p.

GRABHERR, G., GOTTFRIED, M. & PAULI, H., 1994.– Climate effects on mountain plants, *Nature*, 369 : 448.

GUISAN, A., HOLTEN, J.I., SPICHIGER, R. & TESSIER, L., 1995.– *Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountains*, Conservatoire et Jardins botaniques de Genève, Genève : 193 p.

HEDIN, L.O., GRANAT, L., LIKENS, G.E., BUISHAND, T.A., GALLOWAY, J.N., BUTLER, T.J. & RODHE, H., 1994.– Steep declines in atmospheric base cations in regions of Europe and North America, *Nature*, 367 : 351-354.

HOFER, H.R., 1992.– Veränderungen in der Vegetation von 14 Gipfeln des Berninagebietes zwischen 1905 und 1985. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich*, 58 : 39-54.

KAUPPI, P., MIELIKAÏNEN, K. & KUUELA, K., 1992.– Biomass and carbon budget of European forests, 1971 to 1990. *Science*, 256 : 70-74.

KENK, G., ROMMEL, W.D. & SPIECKER, H., 1989.– Weitere Ergebnisse zum aktuellen und früheren Wachstumsverhalten von Fichten. *KfK-PEF*, 50 : 117-126.

LANDMANN, G. & BONNEAU, M., (eds.) 1995.– *Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains*. Springer-Verlag, Berlin : 461 p.

LANDMANN, G., HUNTER, I.R. & HENDERSHOT, W., 1997.– Temporal and spatial development of magnesium deficiency in forest stands in Europe, North America and New Zealand. *In* : HÜTTL, R.F. & SCHAAF, W. (eds.), *Magnesium deficiency in forest ecosystems*, Kluwer Academic Publishers : 23-64.

LEFÈVRE, Y., 1997.– Essai de mise en évidence d'une évolution récente du pH et de la teneur en cations "basiques" de quelques sols forestiers des Vosges (Nord-Est de la France). *Ann. Sci. For.*, 54 : 483-492.

LEPS, J. & HADINCOVA, V., 1992.– How reliable are our vegetation analyses ? *J. Veg. Sci.*, 3 : 119-124.

LÉVY, G., BRÉCHET, C. & BECKER, M., 1996.– Element analysis of tree rings in pedunculate oak heartwood : an indicator of historical trends in the soil chemistry, related to atmospheric deposition. *Ann. Sci. For.*, 53 : 685-696.

OFFICE NATIONAL DES FORÊTS, 1996.– *Notice de présentation du Réseau National de suivi à long terme des Écosystèmes Forestiers*, O.N.F., Département des Recherches Techniques, Fontainebleau : 38 p.

PICARD, J.-F., 1995.– Évolution de la croissance radiale du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans les Vosges. Premiers résultats sur le versant lorrain. *Ann. Sci. For.*, 52 : 11-21.

SOLICHON, J.-M., 1993.– *Structuration et évolution des mélézeins des Alpes-Maritimes à partir de méthodes diachroniques comparatives ; régénération et dynamique spatiale*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III : 90 p. +ann.

TAMM, C. & HALLBÃCKEN, L., 1985.– Changes in soil pH over a 50-yr period under different canopies in SW Sweden. *In* : MARTIN, H.C. (ed.), *International conference on acid precipitation*, Muskoka, Canada, Part 2., Riedel Publ. Co. : 337-341.

THIMONIER, A., 1994.– *Changements de la végétation et des sols en forêt tempérée européenne au cours de la période 1970-1990. Rôle possible des apports atmosphériques*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Paris XI : 178 p.

ULRICH, E. & WILLIOT, B., 1993.– *Les dépôts atmosphériques en France de 1850 à 1990*. O.N.F., Département des Recherches Techniques, Fontainebleau : 133 p. + ann.

ULRICH, E., LANIER, M. & SCHNEIDER, A., 1995.– RENECOFOR. *Dépôts atmosphériques et concentrations des solutions du sol. Rapport scientifique sur les années 1993 et 1994*. O.N.F., Département des Recherches Techniques, Fontainebleau : 165 p.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 351-355

DENDROCLIMATOLOGIE COMPARÉE DU SAPIN ET DE L'ÉPICÉA DANS LES ZONES INTERNES DES VALLÉES ALPINES NORD-OCCIDENTALES (FRANCE ET ITALIE)*

Carole DESPLANQUE, Christian ROLLAND & Richard MICHALET

Laboratoire des Écosystèmes Alpins, Centre de Biologie Alpine, B.P.53X
Domaine Universitaire, F-38400 Saint-Martin d'Hères.
(richard.michalet@ujf-grenoble.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

COMPARATIVE DENDROCLIMATOLOGICAL STUDY OF SILVER FIR AND NORWAY SPRUCE IN THE NORTHWESTERN INNER ALPINE VALLEYS (FRANCE AND ITALY).
*A dendroclimatological study was carried out in the Inner French and Italian Alps in twenty six populations in order to specify the climatic influences on the distribution of silver fir (*Abies alba *Mill.) and Norway spruce (*Picea abies *Karst.), 312 trees were cored at* ***three different altitudes*** *on two clean exposures (North and South). After measuring, ring-width chronologies were standardized with 7-year weighted moving averages. Ring-width indices chronologies were used to obtain* ***correlations functions*** *with the monthly climatic data (precipitations and mean temperature). For each species, all populations are brought together to raise the* ***climatical response profiles****. Their comparison permits to indentify the* ***specific demands****. These are related and explained jointly with the* ***physiological behaviour*** *of each species.*
This study shows what are the preponderant ***climatic influences*** *(independently of local and stational conditions), that seem as much determinant as* ***human activities****.*

KEY WORDS: Dendroclimatology - Silver fir - Norway spruce - Inner French and Italian Alps - Human activities.

RÉSUMÉ
(travail original)

*Une étude dendroclimatologique du Sapin (*Abies alba *Mill.) et de l'Épicéa (*Picea abies *Karst.) a été entreprise sur vingt-six populations au sein des Alpes internes franco-italiennes pour étudier l'influence du climat sur le comportement hydrique et thermique de ces deux essences, afin de tenter d'expliquer leurs limites de répartition. 312 arbres ont été carottés à* ***trois niveaux altitudinaux différents****, sur deux versants d'exposition franche (Sud et Nord) ; tous les cernes des 624 carottes ont été mesurés. On calcule alors les* ***fonctions de corrélation*** *entre les indices de croissance radiale et deux paramètres climatiques mensuels (précipitations et température moyenne). Pour chacune des deux essences, on regroupe toutes les populations de sapin puis d'épicéa, pour dresser leurs* ***profils de réponse au climat****. Leur comparaison met en évidence les* ***exigences spécifiques*** *de chacun, expliquées conjointement avec le* ***comportement physiologique des essences****.*
On hiérarchise ainsi le rôle des ***traits climatiques*** *prépondérants (indépendamment des conditions stationnelles et locales), qui apparaît aussi déterminant que celui de* ***l'homme****.*

MOTS CLÉS : Dendroclimatologie - Sapin - Épicéa - Alpes internes franco-italiennes - Impact anthropique.

INTRODUCTION

Dans les Alpes françaises nord-occidentales, le sapin (*Abies alba* Mill.) se rencontre principalement dans la zone externe caractérisée par son humidité (Bauges, Chartreuse et Vercors), où il est associé au hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans le complexe des hêtraies-sapinières (OZENDA, 1985). En revanche, en pénétrant dans les Alpes internes plus sèches, le sapin se raréfie et se cantonne surtout aux ubacs. L'épicéa (*Picea abies* (L.) Karsten.), abondant dans les Alpes internes du Nord et de l'Est se raréfie fortement dans les Alpes internes méridionales. Absent du pôle de sécheresse intra-

* Manuscrit reçu le 2 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 10 septembre 1997.

Source : MNHN

alpine du Briançonnais, il est cependant encore présent dans l'adret de la haute Maurienne (PACHE *et al.*, 1996). Dans ces parties de vallée, il semble donc que l'on atteigne les limites de répartition écologique de ces deux résineux.

Dans un premier temps, afin de préciser la part de l'influence du climat sur leur répartition, une approche dendroécologique du sapin et de l'épicéa a été entreprise au sein des Alpes internes françaises et italiennes.

Ensuite, afin de prendre également en compte l'impact anthropique, l'historique des formations forestières de ces parties de vallée a été étudié.

Dans ces zones montagneuses à fort exode rural, les résultats permettront de déterminer les caractéristiques des sites potentiellement favorables à l'extension sylvicole du sapin.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Vingt-six populations (treize de sapin et treize d'épicéa) (FIG. 1) ont été échantillonnées dans des sites sélectionnés selon un gradient de méridionalité croissant s'étendant de la Tarentaise au Val de Suse, en passant par la Maurienne et le Briançonnais (TAB. I). Les arbres ont été carottés à trois niveaux altitudinaux différents (moyen et bas ou supérieur) et sur deux versants d'exposition franche (sud et nord), chaque fois que possible. Ce type d'échantillonnage permet de préciser les exigences écologiques des espèces (TESSIER & SERRE-BACHET, 1990) en combinant l'étude de l'action de la sécheresse (niveaux altitudinaux inférieurs) et du froid (niveaux altitudinaux supérieurs).

Les prélèvements ont été effectués sur des arbres dominants dans des populations forestières homogènes. Dans chaque station, au moins douze arbres par espèce ont été carottés à la tarière de Pressler à 1,30 m du sol. Deux carottes par arbre ont été prélevées à cœur parallèlement aux courbes de niveau. De plus, un relevé floristique ainsi qu'une fosse et des prélèvements pédologiques (en vue d'analyses physico-chimiques) ont été réalisés dans chaque station.

Les chronologies de cerne sont mesurées, et une fois interdatées, les données brutes sont transformées en indices par un filtrage utilisant des **moyennes mobiles d'ordre 7** (FRITTS, 1976), avec une pondération de type 1-2-3-4-3-2-1 centrée sur le cerne transformé en indice.

Une fois filtrées, les données d'un même site sont regroupées dans le calcul de chacune des vingt-six **chronologies maîtresses d'indices**.

Des fonctions de corrélation entre les cernes indexés et le climat sont calculées en utilisant à chaque fois les données climatiques enregistrées dans la station de la Météorologie Nationale la plus proche du site. Chacune de ces fonctions de corrélation est constituée de la série de

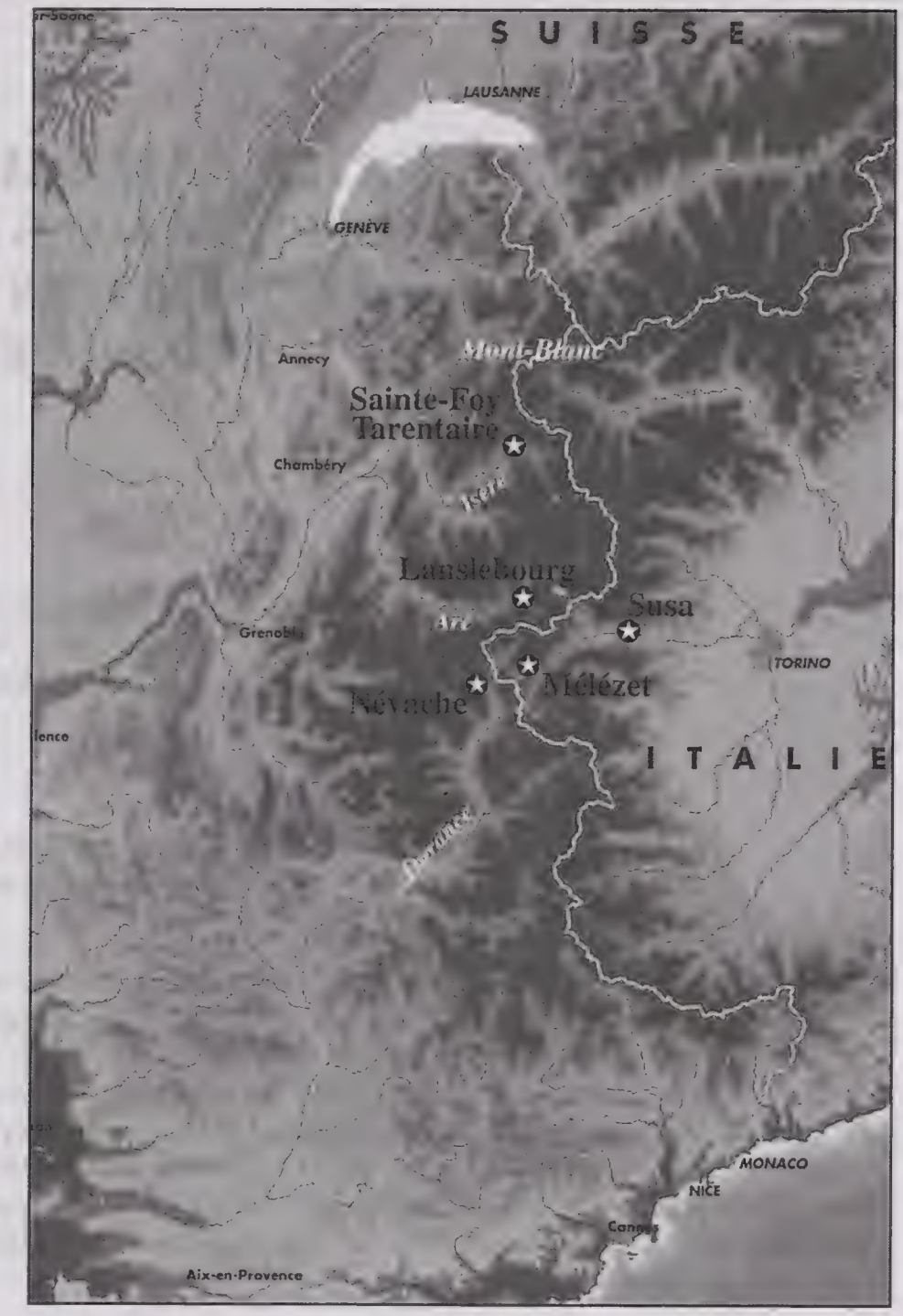


FIG. 1.– Localisation des cinq sites étudiés (✪) dans les Alpes franco-italiennes.
Location of the five sampled sites (✪) in the french and italian Alps.

TABLEAU I.– Caractéristiques des 13 sites échantillonnés : vallée ; altitude et exposition.
Characteristics of the 13 sampled sites : valley, altitude and exposure.

Vallée	Site de prélèvement	N°	Niveau altitudinal	Exposition
Tarentaise	Sainte-Foy-Tarentaise	1	Moyen	Sud
		2	Bas	
		3	Moyen	Nord
		4	Bas	
Maurienne	Lanslebourg	5	Moyen	Sud
		6		Nord
		7	Bas	Nord
Briançonnais	Névache	8	Supérieur	Nord
		9	Moyen	
Val de Suse	Mélézet	10	Supérieur	Nord
		11	Moyen	Nord
	Suse	12	Supérieur	Sud
		13		Nord

Source : MNHN

coefficients de corrélation linéaire établie entre les chronologies maîtresses d'indices d'une part et les données climatiques d'autre part. La fenêtre climatique choisie s'étend sur 21 mois, les douze de l'année précédant la formation du cerne et les neuf premiers mois de l'année en cours (l'année précédente est prise en compte car elle a généralement une grande influence sur la croissance). Seuls les coefficients significatifs au seuil statistique de 0,95 sont interprétés ici.

Les **profils de corrélation** représentent le **nombre** de coefficients de corrélation **significatifs** entre cerne et climat pour chacun des vingt et un mois étudiés. On ne prend en compte les réponses que si trois populations au moins réagissent de la même manière à un paramètre mensuel (ce nombre peut donc varier de 3 à 13). Les **profils** permettent de définir les paramètres climatiques influençant notoirement la croissance radiale des arbres.

RÉSULTATS

DENDROÉCOLOGIE

L'étude des profils de corrélation du sapin et de l'épicéa permet de **comparer** le comportement des deux essences face au climat (FIG. 2).

Durant l'**année N-1**, le nombre important de corrélations significatives obtenues avec les conditions climatiques traduit la forte dépendance d'un cerne avec le climat de l'année qui précède sa formation. Cette dépendance se retrouve dans d'autres travaux utilisant également les données climatiques "n-1" pour d'autres espèces de conifères, comme *Pinus uncinata* (GUTIERREZ, 1991), ou *Picea glauca* (Moench) Voss, et *Pinus banksiana* Lamb. (LARSEN & MACDONALD, 1995).

Les deux espèces présentent de nombreuses similitudes de réponse pour l'année "n-1" :

• Globalement, les précipitations jouent des rôles plus importants sur la croissance que les températures. De plus, leur influence est généralement favorable.

• Dans les deux cas, des précipitations abondantes associées à une température fraîche en août et septembre "n-1" sont bénéfiques à la croissance radiale. On retrouve ce phénomène pour *Picea glauca* (Moench) Voss, et *Pinus banksiana* Lamb. par exemple (LARSEN & MACDONALD, 1995). Ceci peut s'interpréter par l'existence d'au moins quatre processus physiologiques ayant des arrières-effets sur la croissance radiale :

– l'élaboration des bourgeons à l'origine des aiguilles "n" (BECKER, 1987 ; ROLLAND, 1993),
– l'accumulation de nutriments (AUSSENAC & PARDÉ, 1985),
– la persistance des aiguilles dont l'efficacité photosynthétique est optimale après un an (LARSEN & MEKIC, 1991),
– le développement du réseau racinaire qui augmente les capacités d'absorption.

• Un mois d'**octobre pluvieux** est également bénéfique aux deux espèces et correspond du point de vue physiologique à la fin de l'accumulation de réserves (AUSSENAC & PARDÉ, 1985).

Le **sapin** préfère quant à lui une fin de printemps et un début d'été chaud pour un **démarrage rapide** au début de la saison de végétation (ROLLAND, 1993).

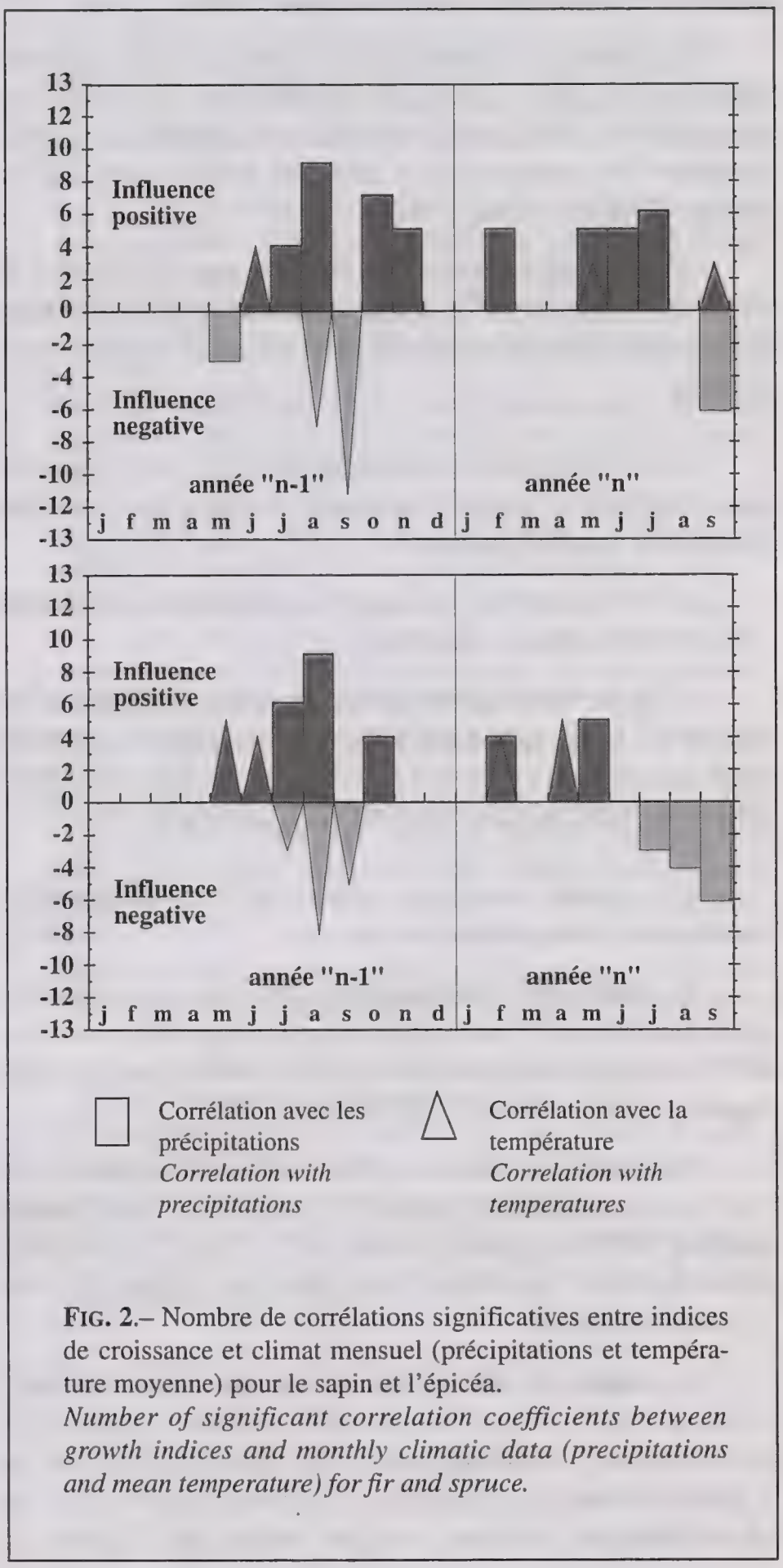


FIG. 2.– Nombre de corrélations significatives entre indices de croissance et climat mensuel (précipitations et température moyenne) pour le sapin et l'épicéa.
Number of significant correlation coefficients between growth indices and monthly climatic data (precipitations and mean temperature) for fir and spruce.

Source : MNHN

En revanche durant l'**année N**, les corrélations obtenues présentent moins de similitudes entre les deux espèces :

• Toutes deux ne craignent pas la chaleur au cours de l'année de formation du cerne, puisque les températures ont un effet favorable.

• Un mois de mai arrosé leur est bénéfique.

• De même, une fin d'été sec (en août et septembre) leur est favorable. À cette période, des précipitations trop abondantes nuisent à la fin de formation du cerne de l'année "n", en provoquant un arrêt rapide de la saison de végétation [ceci est connu sur d'autres essences (dont le sapin) en milieu méditerranéen (GADBIN *et al.,* 1988)].

• En revanche, le **sapin** présente de façon plus marquée que l'épicéa l'effet positif des températures d'avril "n", ce qui reflète la plus grande sensibilité du **sapin** aux **gelées tardives** (SCHWEINGRUBER & MÜLLER, 1992 ; LINGG, 1986 ; LORIS, 1981 ; AUSSENAC, 1973).

• Il est également moins sensible que l'épicéa à la sécheresse estivale "n". La largeur du cerne est même parfois limitée par un excès de précipitations durant cette période.

Ces résultats dendroclimatologiques font donc ressortir des similitudes importantes dans la réponse des deux essences à certains facteurs.

• Le **rôle marqué de l'année précédente**, qui traduit l'inertie de la réponse au climat.

• **L'importance primordiale du bilan hydrique estival "n-1"**. L'eau est un des facteurs écologiques prépondérants pour le sapin (BECKER, 1987 ; LÉVY & BECKER, 1987) ainsi que pour l'épicéa (GRANIER & CLAUSTRES, 1989).

En revanche, ces deux espèces diffèrent essentiellement par les trois points suivants :

• L'**aspect plus thermophile** du sapin, sensible aux gelées tardives et dont l'optimum photosynthétique est de 20 °C, ce qui le limite en altitude [l'optimum photosynthétique de l'épicéa est de 15 °C (GUEHL, 1985)].

• Leur comportement est relativement analogue vis-à-vis des paramètres climatiques de l'année "n-1" mais **notoirement différent pour l'année "n"**. Ainsi, l'épicéa présente de façon spécifique une sensibilité prononcée à la sécheresse estivale.

• Le **sapin est plus économe en eau** : son enracinement, de type pivotant, lui permet d'accéder à l'eau disponible dans les couches profondes du sol tandis que celui de l'épicéa est de type superficiel. De plus, du point de vue physiologique, le sapin transpire moins que l'épicéa et régule plus tôt sa transpiration (GILLOT, 1985). Cette caractéristique est liée à la baisse de la conductance stomatique du sapin (GUICHERD, 1994) qui met en jeu une stratégie d'évitement. Cela lui permet de moins souffrir de la sécheresse estivale "n" pour terminer son cerne.

Au vu de ces résultats dendroclimatologiques et des connaissances écophysiologiques, le sapin apparaît donc plus économe en eau que l'épicéa. La question de son absence actuelle dans certaines expositions sud où l'épicéa est présent (en Tarentaise et en Maurienne) s'est donc posée. Pour tenter d'y répondre, une étude historique a également été menée.

HISTORIQUE ET IMPACT ANTHROPIQUE

Dans ces zones montagneuses où l'espace disponible pour les pâturages et les cultures est réduit par l'augmentation d'altitude des fonds de vallée, et où les besoins de bois de chauffe sont très importants du fait de la rigueur du climat, les déboisements se sont étendus dès l'Age du Fer (vers 500 av. J.C.) (DE BEAULIEU, 1977). Ils se sont accentués jusqu'au Moyen Âge et maintenus jusqu'au début du 19è siècle, à partir duquel un exode rural massif et une lente diminution de la transhumance ont permis à la forêt de reconquérir peu à peu les espaces abandonnés (CHEVALLIER & COUAILHAC, 1991).

• Ainsi, en Tarentaise et en Maurienne, l'étude des **mappes sardes** (Archives Départementales de la Savoie), dressées en 1730 et des premières archives forestières datant de 1899 a permis d'établir que certaines des populations forestières où l'épicéa domine actuellement la strate arborée (adret de Lanslebourg, Maurienne) sont situées sur des zones anciennement totalement déboisées, vouées à la culture, aux prés de fauche ou aux pâturages. La réinstallation des forêts est donc en pleine dynamique, et le sapin n'est sans doute encore pas intervenu dans celle-ci, d'autant plus que, dans ces vallées, l'homme a favorisé l'épicéa, considéré comme plus rapidement productif, aux dépens du sapin (arbre à croissance initiale lente et se régénérant plutôt sous couvert forestier).

• Par contre, les forêts actuellement occupées par du **sapin** et de l'**épicéa** en peuplement mélangé sont issues de formations forestières (correspondant à des forêts communales) déjà existantes en 1730 (adret et ubac de Sainte-Foy-Tarentaise, ubac de Lanslebourg).

• Dans le Briançonnais, c'est la généralisation du **mélèze** qui est due à l'homme (DE BEAULIEU, 1977), ceci lui permettant de pratiquer le **pâturage sous mélézin**. Le sapin et l'épicéa ont donc depuis longtemps été relégués et isolés dans les zones accidentées peu accessibles (BOURCET, 1984 ; RAMEAU, 1992).

Source : MNHN

CONCLUSIONS

Cette étude menée en conditions naturelles a permis d'améliorer la connaissance du comportement vis-à-vis du climat de ces deux essences forestières. Il apparaît également que les hypothèses climatique et anthropique pour expliquer l'actuelle répartition des deux espèces ne sont pas contradictoires, mais tout à fait complémentaires.

Pour l'épicéa, les limites actuelles de répartition dans cette région sont essentiellement climatiques. Cette espèce à caractère pionnier a déjà reconquis quasiment tous les espaces abandonnés qui lui étaient accessibles et favorables (adret de Maurienne).

Pour le sapin, le climat n'est pas le seul facteur incriminé dans sa raréfaction dans les zones internes des vallées étudiées. Dans certains biotopes potentiellement favorables, cette espèce, de caractère moins pionnier, n'est encore pas intervenue dans les processus de dynamique forestière. Le croisement de la dynamique et de la réponse au climat établit que le sapin possède encore des potentialités d'extension.

Du fait du lourd passé historique et anthropique qui a modelé les paysages forestiers actuels, cette essence va donc s'étendre pour tenir dans les paysages montagnards futurs de ces zones internes, une place plus importante.

BIBLIOGRAPHIE

AUSSENAC, G., 1973.– Étude des gelées tardives en relation avec les problèmes de reboisement. *Ann. Sci. For.,* 30 (2) : 141-155.

AUSSENAC, G. & PARDÉ, J., 1985.– Forêts, climats et météores. *R.F.F.*, XXXVII, n° sp.

BECKER, M., 1987.– Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Étude écologique et dendrochronologique. *Ann. Sci. For.,* 44 (4) : 379-402.

BOURCET, J., 1984.– Le mélèze dans les Alpes Internes. *R.F.F.,* XXXVI, fasc.1, 19-32.

CHEVALLIER P. & COUAILHAC M.J., 1991.– *Les dauphinois et leurs forêts aux XVIIIe et XIXe siècles*. Centre de Recherche d'Histoire Économique, Sociale et Institutionnelle. Université Pierre Mendès-France, 200 p.

DE BEAULIEU, J.-L., 1977.– *Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises*. Thèse, Marseille, 252 p. + fig. + diagrammes.

FRITTS, H.C., 1976.– *Tree-rings and climate*. Academic Press, London, 567 p.

GADBIN, C., GUIOT, J., SERRE-BACHET, F., & TESSIER, L., 1988.– Croissance radiale de quelques résineux et feuillus en réponse aux précipitations mensuelles en milieu méditerranéen. dans *"Time scales and water stress", Proc. Vth. Int. Conf. on mediterranean ecosystems*. Di CASTRI F., FLORET C., RAMBAL S., ROY J., EDS, I.U.B.S. Publ., Paris : 401-414.

GILLOT, P., 1985.– *Économie de l'eau chez l'épicéa (*Picea abies *(L.) Karsten.) en conditions de détresse hydrique : variabilité écophysiologique des individus dans les Alpes Dauphinoises ; comparaison avec le sapin (Abies alba Mill.).* Thèse 3e cycle, Université Scientifique et Médicale de Grenoble, 107 p.

GRANIER, A. & CLAUSTRES, J.-P., 1989.– Relations hydriques dans un épicéa (*Picea abies* L.) en conditions naturelles : variations spatiales. *Acta Œcologica, Œcologia Plantarum,* 10 (3) : 295-300.

GUEHL, J.-M., 1985.– Étude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill., *Picea excelsa* Link.). *Ann. Sci. For.*, 42 (1) : 23-38.

GUICHERD, P., 1994.– Water relations of European silver fir (*Abies alba* Mill.) in two natural stands in the French Alps subject to contrasting climatic conditions. *Ann. Sci. For.,* 51 : 599-611.

GUTIERREZ, E., 1991.– Climate tree-growth relationships for *Pinus uncinata* Ram. in the Spanish Pre-Pyrenees. *Acta Ecologica,* 12 (2) : 213-225.

LARSEN, C.P.S. & MACDONALD, G.M., 1995.– Relations between tree-ring widths, climate, and annual area burned in the boreal forest of Alberta. *Can. J. For. Res.* 25 : 1746-1755.

LARSEN, J.B. & MEKIC, F., 1991.– The geographic variation in European Silver Fir (*Abies alba* Mill.). *Silvae genetica*, 40, 5/6, 188-198.

LEVY, G., & BECKER, M., 1987.– Le dépérissement du sapin dans les Vosges : rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. *Ann. Sci. For.,* 44 (4) : 403-416.

LINGG, W., 1986. Dendroökologische Studien an Nadelbaümen im alpinen Trockental Wallis (Schweiz). *Berichte n° 287, Institut fédéral de recherches forestières CH 8903 Birmensdorf, 81 p.*

LORIS, K., 1981.– Dickenwachstum von Zirbe ; Fichte und Lärche an der alpinen Waldgrenze/Patscherkofel. Ergebnisse der dendrometermessungen 1976-1979. *Mitteilungen aus dem forstlichen Bundesversuchanstalt Wien,* 142, 417-441.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine*. Masson Ed., Paris, 331p.

PACHE, G., MICHALET, R., AIME, S., 1996.– A seasonal application of the GAMS (1932) method, modified MICHALET (1991) : the example of the distribution of some important forest species in the Alps. *Diss. Bot.*, 258, 31-54. J. Cramer, Stuttgart.

RAMEAU, J.C., 1992. Dynamique de la végétation à l'étage montagnard des Alpes du Sud. Première approche d'une typologie des hêtraies et hêtraies-sapinières. Les applications possibles au niveau de la gestion. *R.F.F.*, **XLIV**, (5), 393-413.

ROLLAND, C., 1993.– Tree-ring and climate relationships for *Abies alba* in the Internal Alps. *Tree-Ring Bulletin*, **53**, 1-11.

SCHWEINGRUBER, F.H., MÜLLER, M., 1992. Dendrochronological evidence in Fir and Spruce of alternating frosts in Switzerland. *Dendrochronologia*, **10**, 23-28.

TESSIER, L. & SERRE-BACHET, F., 1990.– Chênes caducifoliés en région méditerranéenne : relations cerne-climat. *Ecologia Mediterranea,* XVI : 209-221.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 357-362

RECHERCHE D'ÉCOTYPES ALPINS CHEZ DEUX POACÉES *DACTYLIS GLOMERATA* ET *POA ALPINA* PAR DES TRANSPLANTATIONS RÉCIPROQUES ET LA CULTURE SITE COMMUN*

Perrine GAUTHIER & Alain BEDECARRATS

CEMAGREF de Grenoble, Domaine universitaire BP 76,
F-38402 Saint-Martin d'Hères (alain.bedecarrats@cemagref.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

ECOTYPAL DIFFERENCIATION OF DACTYLIS GLOMERATA *AND* POA ALPINA *(POACEAE) IN THE ALPS: CONTRIBUTION OF RECIPROCAL TRANSPLANT AND COMMON GARDEN EXPERIMENT.*

The hypothesis of ecotypical variability of alpin species related to habitat's discontinuity is tested in the present paper. Two poaceae, Dactylis glomerata *L. and* Poa alpina *L., which are used to restore habitats degraded in mountaneus areas, are studied in the northen French Alps. For both species, clonal material belonging to populations coming from contrasted habitats are settled in reciprocal transplants and common garden. The behaviour of each population in the different conditions is observed. Phenotypic plasticity difference having an adaptative origin are found for both species: they concern growth for* Dactylis glomerata *and both growth and seed production for* Poa alpina.

KEY WORDS: *Dactylis glomerata - Poa alpina* - Reciprocal transplants - Selection - Phenotypic plasticity - Restoration ecology.

RÉSUMÉ
(travail original)

L'hypothèse selon laquelle les variations discontinues des conditions de milieux dans les territoires supra-forestiers montagnards déterminent l'existence d'écotypes est testée expérimentalement sur des populations de deux poacées des Alpes savoyardes à large aire de distribution qui sont par ailleurs semées pour réhabiliter les sites dégradés lors de l'implantation des stations de ski : il s'agit de Dactylis glomerata *L. et* Poa alpina L. *Des individus adultes prélevés dans des populations occupant des milieux contrastés font l'objet de transplantations réciproques et de culture en site commun. On montre une variabilité phénotypique de nature adaptative portant, chez* Dactylis glomerata, *sur les performances de croissance, et chez* Poa alpina *sur les performances de croissance et la production grainière.*

MOTS CLÉS : *Dactylis glomerata - Poa alpina* - Transplantations réciproques - Sélection - Plasticité phénotypique - Écologie de la restauration.

Les montagnes françaises présentent une multiplicité de milieux aux conditions contrastées particulièrement à l'étage alpin (OZENDA, 1954). La question de l'existence d'écotypes se pose dès lors pour les espèces herbacées qui occupent plusieurs de ces milieux dans la mesure où elles sont utilisées pour revégétaliser des sites fortement perturbés.

Notre objectif est de montrer chez deux espèces à larges aires de distribution, *Poa alpina* L et *Dactylis glomerata* L que certains caractères adaptatifs permettent de différencier leurs populations en fonction du milieu dont elles sont issues.

Cette étude repose sur la mise en évidence expérimentale de l'origine adaptative de la plasticité phénotypique, ou variation de l'expression génotypique en fonction des contraintes environnementales (BRADSHAW, 1965) de certains caractères relatifs aux stratégies de croissance et de reproduction. Ces caractères sont observés sur des clones d'individus adultes issus de milieux contrastés et implantés en dispositifs de transplantation réciproque et en site commun.

* Manuscrit reçu le 15 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 16 mars 1998.

Source : MNHN

MATÉRIEL ET MÉTHODES

LES ESPÈCES

Dactylis glomerata L est une poacée allogame dont l'aire de répartition naturelle se situe sur le continent eurasiatique, le pourtour méditerranéen et en Macaronésie. Elle comprend plusieurs sous-espèces diploïdes et tétraploïdes (STEBBINS *et al.*, 1959 ; LUMARET, 1988). Il existe des populations subalpines calcicoles présentes sur les fortes pentes exposées au Sud qui appartiennent à la sous-espèce reichenbachii (LUMARET, *op. cit.*). D'autres populations autochtones, présumées appartenir à la sous-espèce glomerata, occupent des prairies naturelles fraiches dont les sols sont plus riches en matière organique.

Poa alpina L. est une poacée commune sur tous les massifs français entre 1 500 m et 3 600 m d'altitude. Cette espèce est présente dans les groupements d'éboulis fins, les groupements de combes à neige, les formations nitrophiles, les pelouses orophiles calcicoles, les pelouses alpines acidophiles et à l'étage des thallophytes au dessus de 2 900 m. Elle présente une importante variabilité interpopulationnelle voire inter-individuelle du nombre de chromosomes (DUCQUERT-HENRIOD & FAVERGER, 1987 ; MUNTZING, 1980). En Europe, les cytotypes vont de 2 n = 14 dans les Alpes et les Tatras à 2n > 46 en Scandinavie (SKALINKA, 1952). D'après Skalinka, il existerait des formes polyploides primaires issues d'un diploide à 2 n = 14, des formes polyploides secondaires issues d'un diploide secondaire à 2 n = 22 et des formes aneuploides dérivées. En effet, les individus se reproduisent par propagules ou par graines dont l'embryon a une une origine sexuée ou apomictique de type diplosporique pseudogame (STEBBINS, 1960 ; MUNTZING, 1940 ; BACHMANN, 1980). L'apomixie est fréquente chez les plantes séminifères suisses (DUCQUERT - HENRIOD *et al., op. cit.*).

L'ÉCHANTILLONNAGE

La plasticité phénotypique a une base génétique (BRADSHAW, 1965). De ce fait, son évolution peut résulter de la sélection naturelle ou d'un effet de dérive génétique. Afin de contrôler l'effet de dérive, les échantillons représentatifs d'un milieu donné ont été prélevés dans deux populations distantes l'une de l'autre (30 km environ) dans les Alpes de Savoie. Chaque population est représentée par vingt individus prélevés durant l'été 1993. Leur homogénéité caryologique a été contrôlée par comptages sur des méristèmes racinaires et par la cytométrie de flux en les comparant avec des cytotypes témoins. Les dactyles témoins provenaient de la collection de R. LUMARET au CEFE de Montpellier, et les pâturins témoins étaient issus de l'université de Neuchâtel en Suisse. Tous les dactyles sont tétraploïdes. Les pâturins se reproduisent par graines et on a établi qu'ils comportent 33 chromosomes. Les sites de prélèvement sont décrits dans le Tableau I. Pour *Dactylis glomerata L.*, les conditions xériques de milieu qui prévalent sur stations de pentes d'adret sur cargneules

TABLEAU I.– Descriptif des milieux et des sites de prélèvements.

Description of the studied populations.

DACTYLIS GLOMERATA							
MILIEUX		SITES DE RÉCOLTE					
Description	**Groupement végétaux**	**localité**	**altitude**	**lat.**	**long.**	**géologie**	**sols**
MILIEU A							
Pentes d'adret du subalpin inférieur	Semperviro-Seslerietum (GENSAC, 1970)	Val d'Isère (VH)	2130 m	45° 27'	7° 30'	cargneules	rendzine
		Termignon (TH)	2060 m	450° 19'	6° 58'	cargneules	rendzine
MILIEU B							
Prairies de fauche du subalpin et du montagnard	Triseto-Polygonium bistorti (Br.Bl.)	Val d'Isère (VB)	1850 m	45° 27'	6° 58'	éboulis calciques	bruns calciques
		Termignon (TB)	1890 m	45° 19'	6° 50'	éboulis calciques	
POA ALPINA							
MILIEU A							
Replat à fort enneigement de l'alpin moyen	Salici-Alopecuretum (GENSAC, 1979)	La Sassière (SH)	2600 m	45° 29'	6° 58'	schistes lustrés	humifères calciques
		Mont Jovet (JH)	2500 m	45° 30'	6° 38'	schistes lustrés	
MILIEU B							
Prairies pâturées mésophiles du subalpin inférieur	Plelianthemo-Festucetum rubrae (GENSAC, 1979)	La Sassière (SB)	1800 m	45° 27'	6° 57'	schistes lustrés	bruns calciques
		Mont Jovet (JB)	1800 m	45° 29'	6° 38'	schistes lustrés	

Source : MNHN

du subalpin s'opposent à celles des prairies naturelles de fauche mésophiles. Pour *Poa alpina L.*, les deux stations sur replat à enneigement persistant de l'étage alpin moyen présentent un fort contraste bioclimatique avec les deux stations de prélèvement du subalpin inférieur occupées par des prairies pâturées méso-héliophiles.

MISE EN PLACE ET SUIVI DE L'EXPÉRIMENTATION

Vingt individus prélevés au hasard dans chacune des populations ont été mis en culture sous serre au cours de l'hiver 1994. Cinq talles de rang équivalent ont été prélevés sur chacun des individus et ont été mis à raciner dans des godets garnis d'un mélange sable/tourbe. Au cours de l'été 1994, les clones représentatifs de chacun des individus prélevés ont été réimplantés sur certains sites, à savoir : pour *Dactylis glomerata L.*, Sassière haut, Val d'Isère haut, Val d'Isère bas et un milieu commun à 1680 m d'altitude, pour *Poa alpina L.* Jovet haut, Jovet bas et le milieu commun. Ces clones ont été arrosés pendant leur phase d'installation et remplacés si besoin. L'évolution de ces individus a été suivie pendant la période de végétation 1995. Des comptages qui portent sur l'évolution du nombre total des talles au cours du temps (caractère vitalité), du nombre de talles florifères et du nombre de talles végétatives après la phase de reproduction ont été réalisés. La production grainière a été établie par comptage et par pesage.

LE TRAITEMENT DES DONNÉES

La valeur phénotypique d'un caractère quantitatif est une variable aléatoire qui est fonction du génotype et des conditions du milieu dans lequel ce génotype s'exprime (Bos & Caligari, 1995). On peut donc réaliser une analyse de variance sur les mesures de chacun des caractères suivis sur l'ensemble des individus transplantés en appliquant le modèle linéaire suivant :

Val. Phén. kil = m... + env. .i. + pop. ..l + (interaction env. .i. * pop. ..l) + E...

où :

- Val. Phén. k.i.l. = valeur phénotypique du caractère mesuré sur le k^e individu de la population l. pris dans l'environnement i.,
- m... = moyenne générale,
- env..i. = effet environnement,
- pop...l = effet population,
- (interaction env..i. * pop...l) = effet lié à l'interaction population-environnement,
- E... = terme d'erreur.

Lorsque l'effet environnement est significatif (test de Fisher), le caractère considéré présente une plasticité phénotypique. Lorsque l'effet de l'interaction population-environnement est significatif il y a une divergence de plasticité entre les populations.

Tableau II.– Probabilités associées aux tests de Fisher des analyses de variance réalisées sur les données morphologiques, de croissance et de production grainière relevées sur les dispositifs expérimentaux en 1995.

Significance levels of Fisher's tests of variance analysis for growth, seed production and morphology in 1995.

	DACTYLIS GLOMERATA			*POA ALPINA*		
CARACTÈRES	**Effet population**	**Effet environnement**	**Interaction population environnement**	**Effet population**	**Effet environnement**	**Interaction population environnement**
Vitalité	***	***	***	**	**	*
CYCLE REPRODUCTIF						
Nombre de talles reproductrices	* *	* * *	* *	* *	* *	*
Nombre de talles végétatives à l'automne	* * *	* * *	* *	*	*	N.S.
PRODUCTION GRAINIÈRE						
Nombre de graines produites par talle	N.S.	***	N.S.	* *	* *	*
Poids de 100 graines	N.S.	***	N.S.	N.S.	* *	N.S.
Quantité de graines produites par population	N.S.	*	N.S.	**	* *	* *
MORPHOLOGIE						
Panicule						
Longueur	N.S.	*	N.S.	* *	*	N.S.
Longueur de la ramification inférieure	N.S.	* * *	N.S.			
Feuille culmaire						
Longueur limbe	*	***	N.S.	**	**	N.S.
Largeur limbe	*	* * *	*	N.S.	N.S.	N.S.
Rapport long./larg. du limbe	***	*	*	**	*	N.S.

N.S. = Effet non significatif (P > 5 %), * = Effet significatif (5 % > P > 1 %), ** = Effet très significatif (1 % > P > 0,1 %), *** = Effet hautement significatif (P < 0,1 %)

Source : MNHN

La méthode des régressions linéaires conjointes de FINLAY & WILKINSON (BOS & CALIGARI, 1995 ; WESTCOTT, 1986) permet d'étudier la nature de l'interaction population-environnement. Les valeurs moyennes du caractère étudié par population et par site sont ajustées par une régression linéaire aux valeurs moyennes des sites. La valeur de la pente de la droite est une appréciation de la sensibilité de chaque génotype aux variations environnementales. Lorsque sa valeur absolue est inférieure à 1, cette sensibilité est homéostatique. Lorsqu'elle est supérieure à 1, elle est plastique (BOS & CALIGARI, 1995).

TABLEAU III.– *Dactylis glomerata.* Pentes des droites et coefficients de détermination des régressions linéaires conjointes sur les caractères étudiés.

Dactylis glomerata. *Slope values and squared correlation coefficients of joint linear regressions on studied characters.*

	Vitalité		Reprise automnale		% ind. reproducteurs		Nb tal. florifères/ind.	
Population	Pente	C. Déterm.	Pente	C. Déterm.	Pente	C. Déterm.	Pente	C. Déterm.
Termignon bas (TB)	1,32	0,98	1 ,44	0,98	1,48	0,86	2,30	0,96
Val d'Isère bas (VB)	1,33	0,99	1,28	0,99	1,39	0,81	0,12	0,06
Termignon haut (TH)	0,66	0,97	0,59	0,96	0,34	0,26	0,91	0,98
Val d'Isère haut (VH)	0,70	0,99	0,67	0,99	0,39	0,30	0,66	0,77

C. Déterm. = coefficient de détermination, ind. = individu, tal = talle, % = pourcentage.

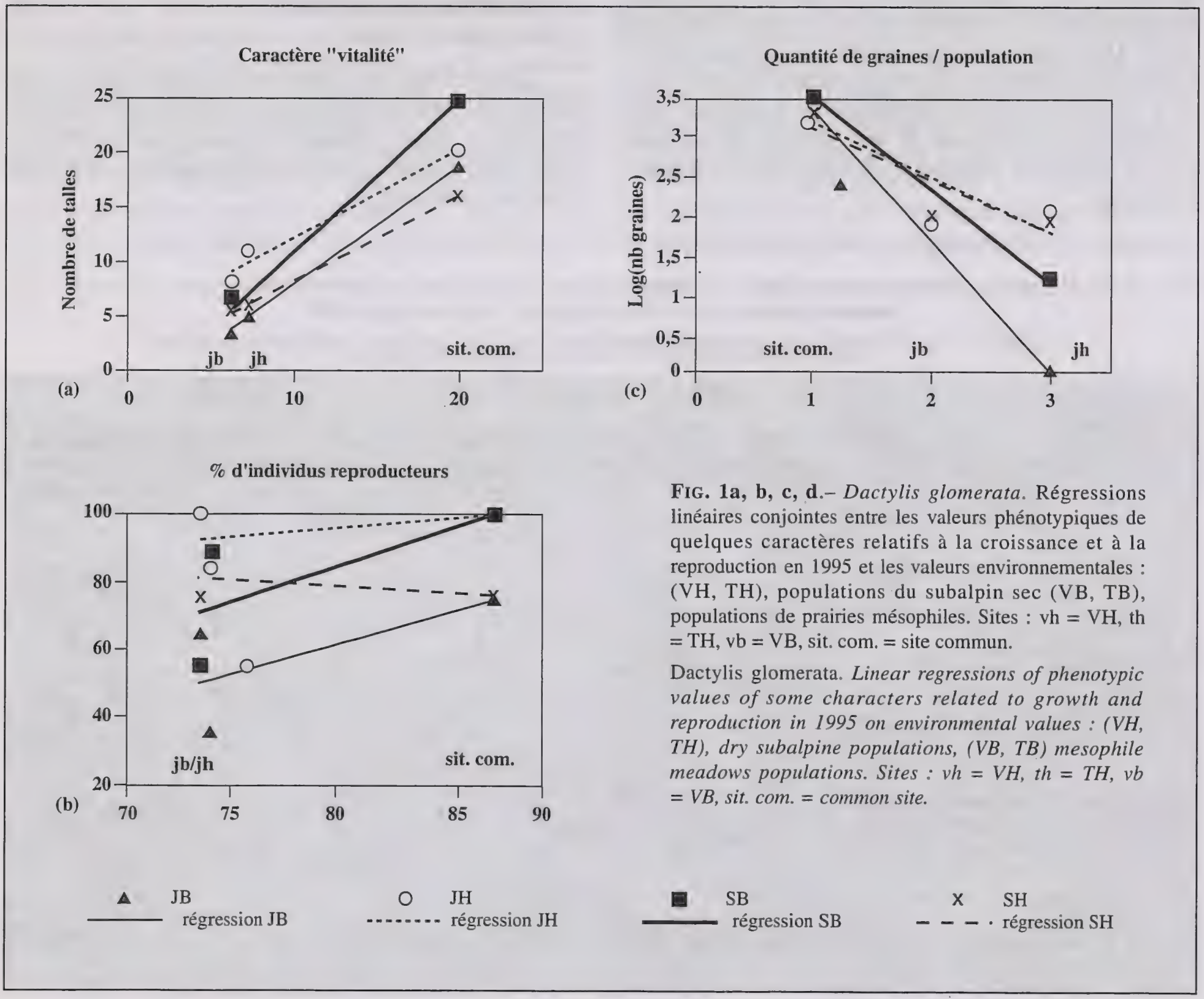


FIG. 1a, b, c, d.– *Dactylis glomerata.* Régressions linéaires conjointes entre les valeurs phénotypiques de quelques caractères relatifs à la croissance et à la reproduction en 1995 et les valeurs environnementales : (VH, TH), populations du subalpin sec (VB, TB), populations de prairies mésophiles. Sites : vh = VH, th = TH, vb = VB, sit. com. = site commun.

Dactylis glomerata. *Linear regressions of phenotypic values of some characters related to growth and reproduction in 1995 on environmental values : (VH, TH), dry subalpine populations, (VB, TB) mesophile meadows populations. Sites : vh = VH, th = TH, vb = VB, sit. com. = common site.*

Source : MNHN

TABLEAU IV.– *Poa alpina*. Pentes des droites et coefficients de détermination des régressions linéaires conjointes sur les caractères étudiés.
Poa alpina. *Slope values and squared correlation coefficients of joint linear regressions on studied characters.*

	Vitalité		% indu reproducteurs		Nb graines/population	
Population	Pente	C. Déterm.	Pente	C. Déterm.	Pente	C. Déterm.
Jovet bas (JB)	1,09	0,99	1,72	0,46	-1,60	0,99
Sassière bas (SB)	1,37	0,98	2,10	0,51	-1,12	0,99
Jouet haut (JH)	0,80	0,97	0,55	0,22	-0,67	0,67
Sassière haut (SH)	0,75	0,99	-0,41	0,22	-0,64	0,77

C. Déterm. = coefficient de détermination, ind. = individu, tal = talle, % = pourcentage.

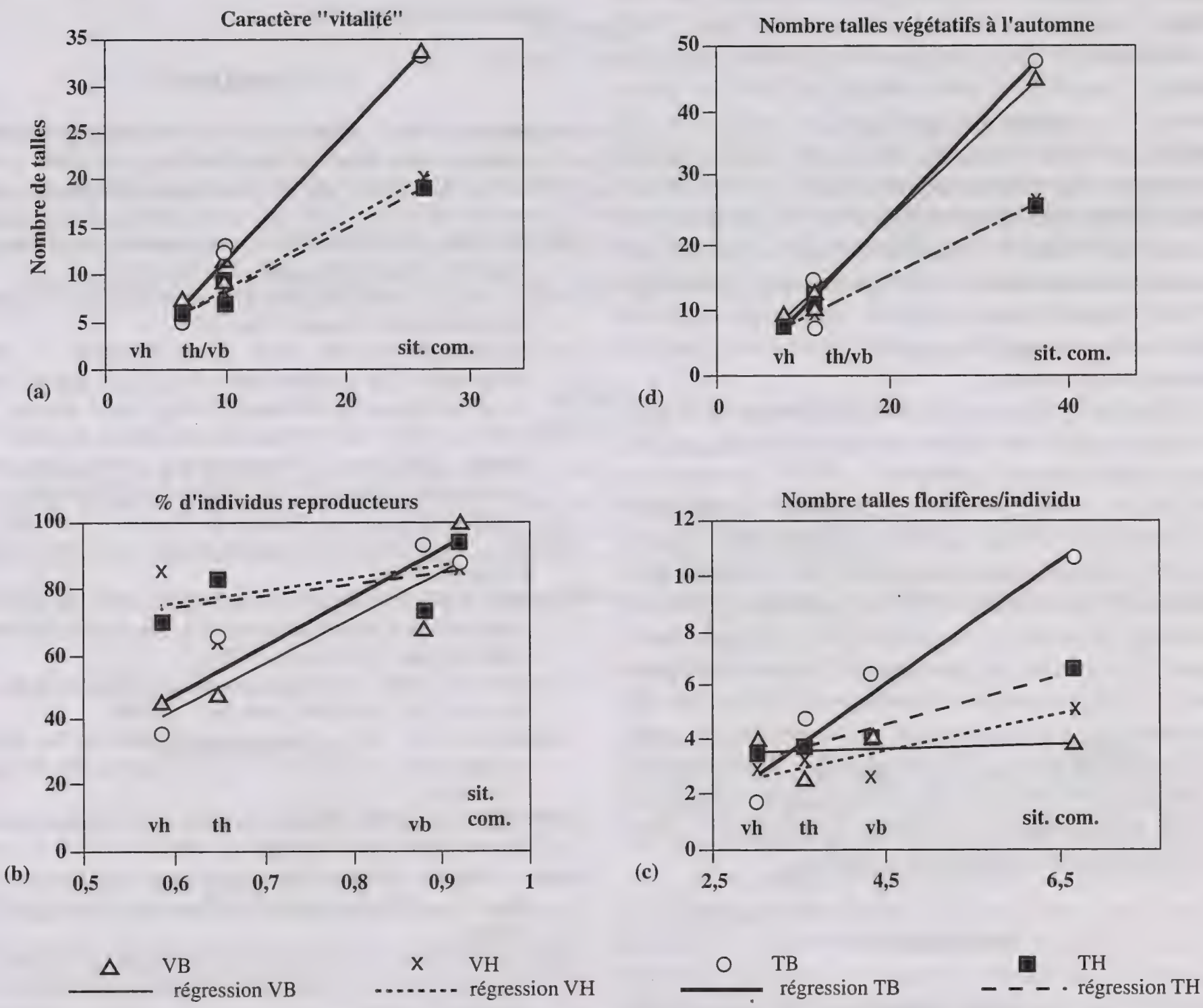


FIG. 2a, b, c.– *Poa alpina*. Régressions linéaires conjointes entre les valeurs phénotypiques de quelques caractères relatifs à la croissance et à la reproduction en 1995 et les valeurs environnementales : (JH, SH) populations de l'étage alpin, (JB, SB) populations de l'étage subalpin. Sites : sit. com. = site commun, jb = JB, jh = JH.
Poa alpina. Linear regressions of phenotypic values of some characters related to growth and reproduction in 1995 on environmental values : (JH, SH) alpine populations, (JB, SB) subalpine populations. Sites : sit. com. = common site, jb = JB, jh = JH.

Source : MNHN

RÉSULTATS

DÉTECTION DE LA PLASTICITÉ PHÉNOTYPIQUE (TAB. II) ET DESCRIPTION DES PATRONS DE PLASTICITÉ (FIG. 1, 2 ; TAB III, IV)

Pour les deux espèces étudiées on détecte une plasticité pour l'ensemble des caractères étudiés (effet milieu significatif). Chez les deux espèces on note une différence de plasticité interpopulation pour les caractères vitalité, nombre de talles reproductrices par individu, nombre de talles végétatives après la période de reproduction, et pour une partie des caractères morphologiques. De plus, cette différence concerne aussi la production grainière chez *Poa alpina.*

Chez *Dactylis glomerata*, les valeurs des pentes des droites de régression des génotypes des milieux secs sur dolomie (Termignon haut (TH) et Val d'Isère haut (VH)) sont inférieures à 1 pour les caractères vitalité, reprise de végétation automnale et pourcentage des individus reproducteurs. Ces valeurs indiquent que leur sensibilité aux variations environnementales est de type homéostatique. Les génotypes des milieux humides (Val d'Isère bas (VB) et Termignon bas (TB)) dont les pentes des droites de régression sont supérieurs à 1 manifestent une sensibilité aux variations environnementales de type plastique. L'homogénéité des comportements entre les populations issues de milieux analogues suggère que cette différence de plasticité a une origine sélective.

Cependant l'origine adaptative des divergences de plasticité phénotypique du nombre de talles florifères par individu florifère n'est pas confirmée.

Chez *Poa alpina*, les valeurs des pentes de régression des génotypes de l'étage alpin (Jovet haut (JH), Sassière haut (SH)) indiquent que la sensibilité aux variations environnementales des caractère vitalité, production grainière et pourcentage des individus reproducteurs est de type homéostatique. En revanche, les génotypes de l'étage subalpin dont les pentes de régression sont supérieures à 1 (Jovet bas (JB) et Sassière bas (SB)) manifestent une sensibilité aux variations environnementales de type plastique. L'homogénéité des réponses phénotypiques observées entre les populations issues de milieux équivalents semble indiquer que la différence de sensibilité a une origine adaptative.

DISCUSSION

Il existe donc une forte interaction entre les stratégies évolutives et les stratégies écologiques qui conduit à une variabilité écologique indéniable.

En effet, chez *Dactylis glomerata*, les individus issus de milieux riches présentent un couplage entre les potentialités des milieux et les performances de croissance (réponse plastique des caractères vitalité et croissance végétative automnale), tandis qu'il y a découplage (réponse homéostatique pour les caractères pré-cités) chez les individus issus des adrets secs sur dolomie. D'après GRIME (1979) et GRIME *et al.* (1988) le couplage correspond à une aptitude compétitrice importante alors que le découplage détermine un avantage sélectif en condition de milieu limitant (organismes stress-tolérants).

Cette différence existe aussi chez *Poa alpina* dont les populations de l'étage subalpin présentent une plasticité de croissance plus forte que les populations de l'étage alpin. Par ailleurs, les populations de l'étage alpin ont produit en 1995 une quantité de graines beaucoup plus importante dans leur milieu naturel que celles du subalpin.

Cependant, il reste à déterminer si les statuts vraisemblablement apomictique de *Poa alpina* L. et respectivement sexué de *Dactylis glomerata* L. ont une inférence sur la variabilité phénotypique.

BIBLIOGRAPHIE

BACHMANN, M.A., 1980.– Okologie und breeding system bei *Poa alpina* L., *Mittl. Bot. Mus. Univ. Zürich*, 318 : 1-200.

BOS, I. & CALIGARI, P., 1995.– Genotype x Environment interaction. *In* : P.

BRADSHAW, A.D., 1965.– Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet,* 13 : 115-165.

CALIGARI, (éd.) *Selection Methods in Plant Breeding*. Chapman & Hall Publications, London : 244 - 256.

DUCQUERT-HENRIOD, M.M. & FAVARGER, C., 1987.– *Contribution à la cytotaxonomie et à la cytogéographie des* Poa (Poaceae) *de la Suisse*. Birkhaüser Verlag, Basel. Boston : 130 p.

GENSAC, P., 1979.– Les pelouses supraforestières du massif de la Vanoise, contribution à l'inventaire et à l'étude écologique des groupements végétaux du Parc National de la Vanoise. *Travaux scientifiques du Parc National de la Vanoise*, 9 : 111 - 243.

GRIME, J.-P., 1979.– *Plant strategies and vegetation processes.* Chichester-Wiley.

GRIME, J.P.,HODGSON, J.G.,& HUNT, R., 1988.– *Comparative plant ecology (a functional approach to common British species).* Unwin Hyman LTD London : 742 p.

LUMARET, R., 1988.– Cytologie, genetics and evolution in the genus *Dactylis*. *C.R.C Crit. Rev. Plant Sci.*, 7 : 55-91.

SKALINSKA, M., 1952.– Cyto-ecological studies in Poa alpina L. var. vivipara *L. Bull. Acad. Polon. Sci. et Lettres, Sér. B : Sci. nat.* I : 253-283.

MUNTZING, A., 1940.– Further studies on apomixis and sexuality in *Poa*. *Hereditas*, 26 : 115-190.

MUNTZING, A., 1980.– Mode of propagation and chromosomal pecularities in Scotch material of *Poa alpina*. *Hereditas,* 92(2) : 291-296.

OZENDA, P., 1954.– Flore alpine et flore artique. *In:* BAYEUX (éd), *Etude botanique de l'étage alpin.* Comité scientifique du CAF : 107-111.

STEBBINS, L.G., 1960.– *Variation and evolution in plants*. Columbia University (4e éd). 643 p.

STEBBINS, G.L. & ZOHARY, D., 1959.– Cytogenetic and evolutionary studies in the genus *Dactylis*. -1- Morphology, distribution and interrelationships of the diploid subspecies. *Univ. California Publ. Botany*, 31 : 1- 40.

WESTCOTT, B., 1986.– Some methods of analysing genotype-environment interaction. *Heredity,* 56 : 243 - 253.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 363-367

LES FORMES D'HUMUS, RÉVÉLATRICES DU FONCTIONNEMENT DE L'ÉCOSYSTÈME : UN EXEMPLE DES PÂTURAGES BOISÉS DU JURA SUISSE*

Elena HAVLICEK[1] & Jean-Michel GOBAT

Laboratoire d'écologie végétale, Institut de botanique, Rue Emile Argand, 11
CH-2007 Neuchâtel, Suisse (Jean-Michel.Gobat@bota.unine.ch)

SUMMARY
(original scientific paper)

THE HUMUS FORMS AS REVELATORS OF ECOSYSTEM ACTIVITY. AN EXAMPLE FROM WOODED PASTURES IN THE SWISS JURA MOUNTAINS.
The micromorphology of three humus forms from wooded pastures in the Jura mountains (in a grassland - at a spruce border - under a spruce, FIG. 1) reveals many aspects of their actual or past activity (FIG. 2). If the three humus forms converge towards the type "mor", the one with the maximal biological activity lays at the border of the spruce crown, in an ecotonal situation. Moreover, the humus form is particularly fit to explain some processes which occur at different spatio-temporal levels and to discuss the hierarchic approach of complex ecosystems.

KEY WORDS: Swiss Jura - Wooded pastures - Humus forms - Micromorphology - Dynamics - Ecotones - Spatio-temporal hierarchic approach.

RÉSUMÉ
(travail original)

La micromorphologie de trois formes d'humus de pâturages boisés du Jura (en pelouse - en limite d'un épicéa - sous un épicéa) met en évidence plusieurs aspects du fonctionnement actuel ou passé. Si les trois montrent une convergence vers le type "mor", le plus actif biologiquement est situé à la lisière de la couronne de l'épicéa, en situation écotonale. La forme d'humus se prête particulièrement à une discussion sur une approche hiérarchique, tant spatiale que temporelle, qui permet de décrire un écosystème complexe.

MOTS CLÉS : Jura suisse - Pâturages boisés - Formes d'humus - Micromorphologie - Dynamique - Écotone - Approche hiérarchique spatio-temporelle.

INTRODUCTION

Les formes d'humus traduisent le fonctionnement actuel de l'écosystème (JABIOL *et al.*, 1995) mais elles mémorisent aussi son histoire. Lors de modifications de la couverture végétale, l'épisolum humifère peut, dans certaines conditions, conserver en son sein des traces de litière provenant d'une végétation antérieure (BERNIER *et al.*, 1993 ; BERNIER & PONGE, 1993 ; 1994). L'évolution rapide des synusies herbacées, particulièrement dans un milieu soumis aux influences anthropiques, trouve dans l'humus un marqueur temporellement adapté. Alors que la strate arborescente se renouvelle après un ou quelques siècles, ce qui est aussi le temps moyen nécessaire à la formation des horizons minéraux (DUCHAUFOUR, 1983), la strate herbacée et l'épisolum humifère peuvent se modifier en quelques années. L'étude des humus a jusqu'ici surtout concerné les forêts, où les apports de litière sont saisonniers et peu perturbés (BARRATT, 1964 ; BRUN, 1978 ; PONGE, 1990 ; LÜSCHER, 1991). L'écosystème sylvo-pastoral, caractérisé par une forte hétérogénéité spatiale et temporelle, se prête particulièrement à une étude détaillée des formes d'humus qui intègrent rapidement et à une petite échelle les modifications des facteurs environnementaux.

MÉTHODE ET NOMENCLATURE

La méthode de prélèvement et d'observation est largement inspirée des travaux de PONGE (1984) et de BERNIER *et al.* (1993). Une colonne de 5x5 cm est dégagée sur une hau-

* Manuscrit reçu le 12 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 2 novembre 1997.
[1] *Ce travail fait partie de la thèse du premier auteur (Subside FNRS 31-30853.91).*

Source : MNHN

teur constante de 10 cm pour permettre des comparaisons ultérieures entre différents profils. Un nombre variable de micro-couches de l'humus sont individualisées sur le terrain en prenant en compte leurs caractéristiques macroscopiques. Les micro-couches sont récoltées et fixées dans l'alcool. Les éléments qui les composent sont identifiés et quantifiés au laboratoire sous la loupe binoculaire. La nomenclature adoptée pour les formes d'humus est celle de GREEN *et al.* (1993) car, dans cette classification, les définitions des horizons humifères reposent sur les processus biologiques qui s'y déroulent, particulièrement celles des horizons de fermentation (F) où l'accent est mis sur la nature des organismes décomposeurs. La correspondance de cette nomenclature avec celle du Référentiel Pédologique (RP) (A.F.E.S., 1995) est imparfaite, car les critères de différenciation sont fondés sur des concepts partiellement incompatibles. Afin de permettre une comparaison avec d'autres travaux, les formes d'humus portent les noms empruntés aux deux classifications.

LOCALISATION ET CARACTÈRES DU SITE ÉTUDIÉ

La station est localisée dans les Franches-Montagnes, vaste plateau du Jura plissé suisse, à 1 000 m d'altitude. L'épicéa, sélectionné par la pression de pâture, domine la strate arborescente alors que les strates arbustives et herbacées composent une mosaïque complexe (FIG. 1) (GALLANDAT *et al.*, 1995 ; GILLET & GALLANDAT, 1996) formée entre autres par des prés pâturés mésotrophes (*Cynosurion*), des pelouses oligotrophes peu ou pas exploitées par le bétail (*Nardion*) et des groupements de sous-bois dominés par *Galium rotundifolium* et *Oxalis acetosella*. Trois profils d'humus ont été récoltés sur un transect entre le milieu ouvert et le sous-bois. L'humus 241 se situe en milieu ouvert dans la nardaie. L'humus 243, qui se forme également dans une nardaie, est localisé à l'aplomb de la couronne d'un épicéa adulte qui fait partie d'un petit collectif. Le dernier profil d'humus (242) a été récolté sous l'épicéa adulte et la litière provient du groupement de sous-bois. Les trois formes d'humus se développent sur le même type de sol. Il s'agit d'un néoluvisol à pH de l'horizon A situé entre 4 et 4,5, qui est issu d'un loess déposé sur le calcaire (HAVLICEK & GOBAT, 1996).

RÉSULTATS

Trois formes d'humus, un hémimor (n° 241), un leptomoder (n° 243) et un mormoder (n° 242), présentent les caractères micromorphologiques principaux suivants (FIG. 2) :

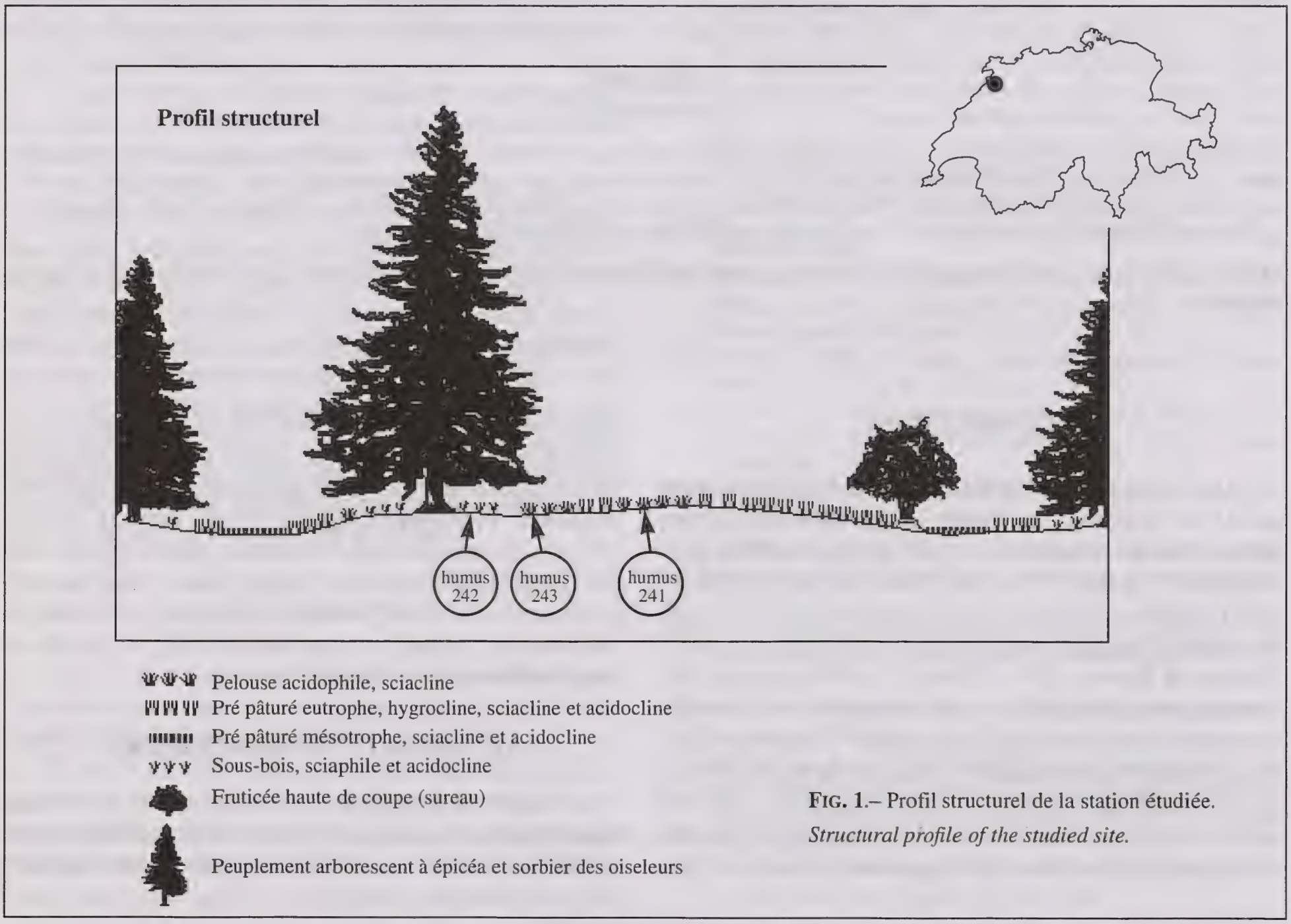


FIG. 1.– Profil structurel de la station étudiée.
Structural profile of the studied site.

Source : MNHN

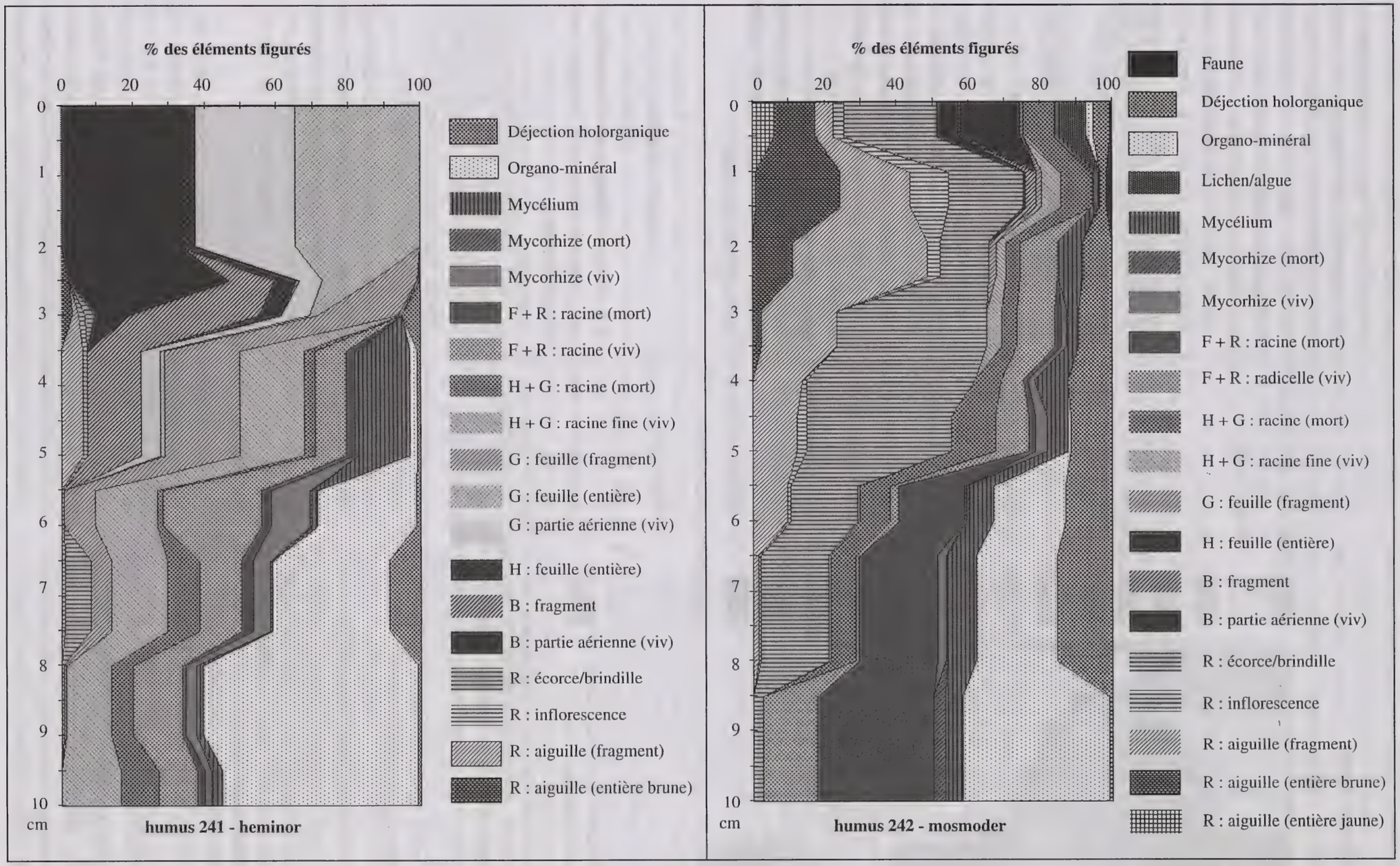


FIG. 2.– Composition micromorphologique de trois formes d'humus des pâturages boisés du Jura (F. : feuillus, R : résineux, H : herbacées, G : graminées, B : bryophytes, déj. holorganique : déj. d'enchytréides, organo-minéral : déjection de vers anéciques).

Micromorphological composition of three humus forms from Jura's wooded pastures.

Source : MNHN

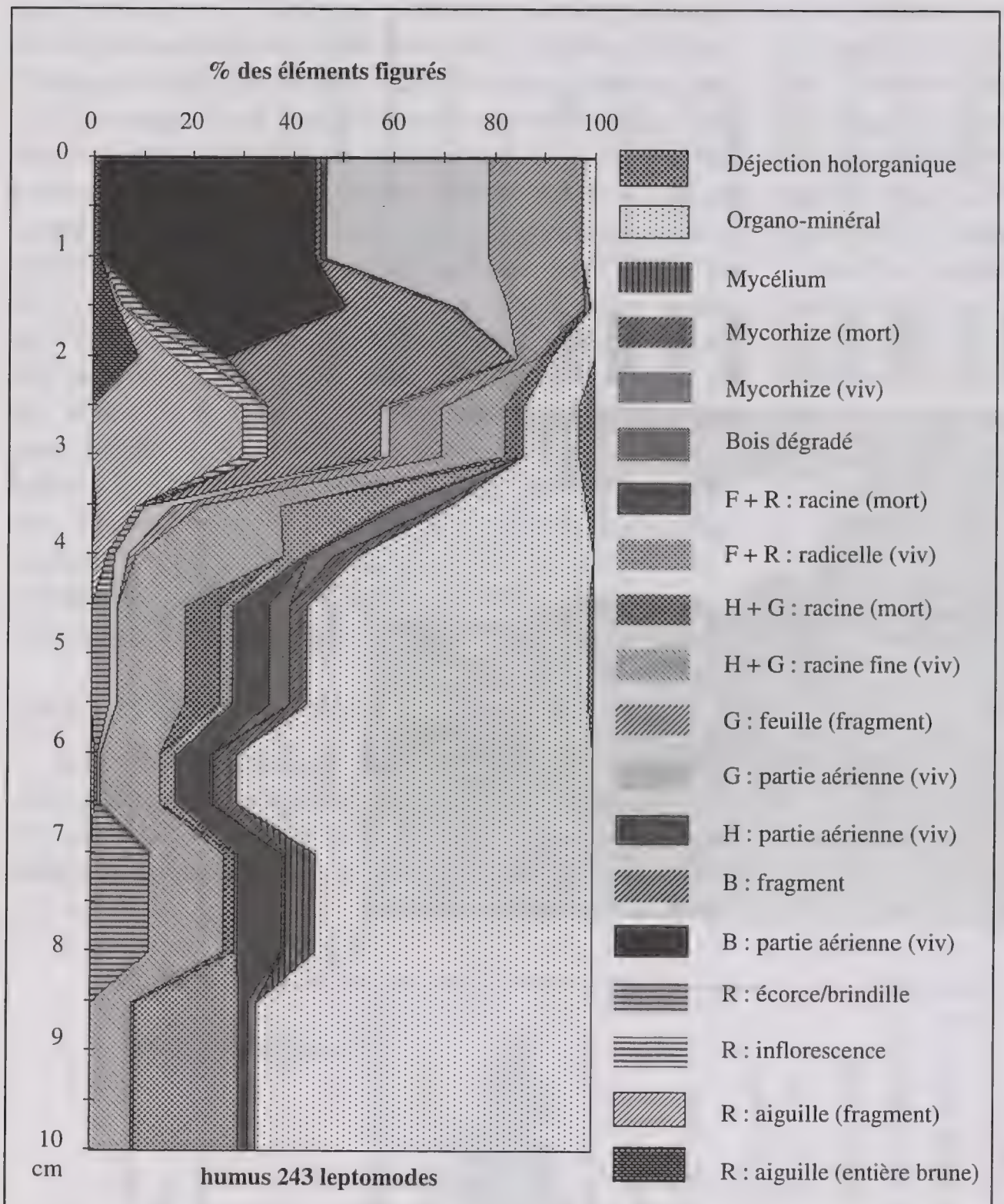


FIG. 2 (suite).– Composition micromorphologique de trois formes d'humus des pâturages boisés du Jura (F : feuillus, R : résineux, H : herbacées, G : graminées, B : bryophytes, déj. holorganique : déj. d'enchytréides, organo-minéral : déjection de vers anéciques).

Micromorphological composition of three humus forms from Jura's wooded pastures.

***HÉMIMOR* 241 (≈ HÉMIMODER RP)**

Sous une pelouse acidocline (néoluvisol hydromorphe) : litière importante (0-3 cm); aiguilles d'épicéas et ébauche d'horizon OH avec déjections d'enchytréides (dès 3 cm); écorces et brindilles d'épicéa (6-8 cm). Le fonctionnement général est ralenti en raison de l'hydromorphie, avec une décomposition mycogène dominante. La couche de 6 à 8 cm peut être interprétée comme un niveau forestier relique.

***LEPTOMODER* 243 (≈ DYSMULL RP)**

Sous la couronne externe d'un épicéa (néoluvisol légèrement hydromorphe) : nombreux bryophytes morts (1-3,5 cm); déjections d'enchytréides (2-3,5 cm); mycélium corrélé à une accumulation d'écorces et de brindilles enfouies traduisant un épisode plus boisé (6,5-8,5 cm); complexe argilo-humique très développé. Les bryophytes morts et les aiguilles n'empêchent pas une bonne activité biologique, probablement en raison d'un apport important d'éléments nutritifs par l'égouttement de la couronne externe. De plus, la surface du sol est aérée par l'effet du pompage des radicelles traçantes de l'épicéa, qui présentent ici leur densité maximale.

***MORMODER* 242 (≈ DYSMODER RP)**

Sous un épicéa (néoluvisol non hydromorphe) : double fonctionnement zoogène (déjections) et mycogène; tous les stades de décomposition des aiguilles; forte accumulation de brindilles et d'écorces. L'humus est en accord avec les conditions de la litière acidifiante de l'épicéa (partie mycogène du fonctionnement) mais ces dernières sont modérées par les apports d'azote dus au bétail et par la litière herbacée améliorante.

DISCUSSION

La forme d'humus est révélatrice du fonctionnement actuel de l'écosystème

(i) L'hémimor de la pelouse (241) traduit l'hydromorphie de surface accentuée par le piétinement du bétail, facteur écologique primordial dans le contexte pédoclimatique actuel.

(ii) La partie supérieure des humus est dominée par l'activité des enchytréides et/ou des champignons. Plus en profondeur, grâce à la réserve calcique libérée par la roche qui favorise leur activité (PONGE, comm. pers.), les vers anéciques assurent une meilleure intégration de la matière organique à la matière minérale.

(iii) Les nuances de l'hydromorphie des sols de la nardaie sont intégrées dans le fonctionnement plus ou moins actif de l'humus.

Le résultat inattendu, une plus forte activité biologique en milieu semi-ouvert sis à l'aplomb de la couronne extérieure par rapport au milieu ouvert, peut être expliqué par la conjonction de trois causes : (i) l'hydromorphie est

Source : MNHN

un facteur limitant de l'activité des vers anéciques. (ii) Le pompage hydrique par le système racinaire de l'épicéa assure une meilleure oxygénation du sol dans le périmètre de l'arbre. (iii) L'effet acidifiant de sa litière est tempéré par les apports d'azote du bétail, ce qui représente une différence importante par rapport à des épicéas de forêts fermées, très acidifiants et inhibiteurs de l'activité des microorganismes.

La forme d'humus est révélatrice de la dynamique passée de l'écosystème

(i) En profondeur, plusieurs couches reliques d'écorces et de brindilles d'épicéas traduisent la modification de la répartition spatiale des ligneux.

(ii) Dans l'humus 242, un passage est en cours d'une activité plutôt mycogène à une plus zoogène. Pour mieux relativiser ces processus historiques, il faudrait dater séparément chacune des catégories de matière organique mises en évidence, pour différencier, par exemple, la part des anciennes déjections stabilisées de celle des déjections récentes.

L'étude des formes d'humus permet de discuter le principe des différentes échelles spatiales et temporelles des systèmes écologiques

(i) Les systèmes écologiques sont hiérarchisés tant au niveau spatial que temporel (LAVELLE, 1987). Les différents temps d'évolution des composantes d'un écosystème sylvo-pastoral (arbres, herbages, sols, humus) ne sont pas tous compatibles et rendent nécessaire une approche hiérarchisée. L'étude conjointe des groupements végétaux et des épisolums humifères, qui possèdent la capacité d'intégrer rapidement une modification du milieu, permet une compréhension de la dynamique du pâturage boisé. Dans le cas étudié, il s'avère que c'est la situation d'écotone qui permet un turn-over de la matière organique le plus favorable.

(ii) La forte hétérogénéité spatiale des pâturages boisés (paysage en mosaïque) rend également indispensable une approche fine des humus. L'action de l'homme et du bétail dans ce milieu semi-naturel se surimpose aux facteurs environnementaux naturels et conditionne une extrême complexité spatiale.

CONCLUSIONS

Les formes d'humus sont précieuses pour la compréhension globale de l'écosystème car elles relient le temps d'évolution de la végétation (saison à décennie ou siècle selon la strate végétale) à celui du sol, globalement plus "lent" (décennie à millénaire selon les horizons). Elles constituent ainsi une charnière temporelle et spatiale irremplaçable dans l'écosystème, particulièrement si ce dernier présente une structure hétérogène hiérarchisée. De plus, si les épisolums humifères évoluent rapidement, en réponse aux modifications de la litière, ils sont capables de garder, sous forme de fragments plus ou moins décomposés, la trace d'une végétation alors même que celle-ci a disparu.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Jean-François PONGE de l'initiation à sa méthode d'observation des humus et de son amicale collaboration à ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

A.F.E.S., 1995.– *Référentiel Pédologique.* INRA Éditions, Paris, 332 p.

BARRATT, B.C., 1964.– A classification of humus forms and microfabrics of temperate grasslands. *J. Soil Sci.,* 15 (2) : 342-356.

BERNIER, N. & PONGE, J.-F., 1993.– Dynamique et stabilité des humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Vie,* 316 : 647-651.

BERNIER, N. & PONGE, J.-F., 1994.– Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biol. Biochem.,* 26 (2) : 183-220.

BERNIER, N., PONGE, J.-F. & ANDRÉ, J., 1993.– Comparative study of soil organic layers in two bilberry-spruce forest stands *(Vaccinio-Piceetea).* Relation to forest dynamics. *Geoderma,* 59 : 89-108.

BRUN, J.-J., 1978.– *Etude de quelques humus forestiers aérés acides de l'Est de la France. Critères analytiques, classification morphologique.* Thèse Univ. Nancy I.

DUCHAUFOUR, P., 1983.– *Pédologie. I. Pédogenèse et classification.* Paris, Masson. 2e éd. 510 p.

GALLANDAT, J.-D., GILLET, F., HAVLICEK, E. & PERRENOUD, A., 1995.– *Typologie et systémique phytoécologiques des pâturages boisés du Jura suisse.* Rapport final PATUBOIS, Université de Neuchâtel, 1 800 p. + 1 cédérom.

GILLET, F. & GALLANDAT, J.-D., 1996.– Integrated synusial phytosociology : some notes on a new, multiscalar approach to vegetation analysis. *J. Veg. Sci.,* 7 : 13-18.

GREEN, R.N., TROWBRIDGE, R.L. & KLINKA, K., 1993.– Towards a Taxonomic Classification of Humus forms. *Forest Science*, Monograph 29, 49 p.

JABIOL, B., BRETHES, A., PONGE, J.-F., TOUTAIN, F. & BRUN, J.-J., 1995.– *L'humus sous toutes ses formes*. ENGREF, Nancy, 64 p.

HAVLICEK, E. & GOBAT, J.-M., 1996.– Les apports éoliens dans les sols du Jura. Etat des connaissances et nouvelles données en pâturages boisés. *Etude et Gestion des Sols*, 3 (3) : 167-178.

LAVELLE, P., 1987.– Interactions, hiérarchies et régulations dans le sol : à la recherche d'une nouvelle approche conceptuelle. *Rev. Ecol. Biol. Sol,* 24 (3) : 219-229.

LÜSCHER, P., 1991.– *Humusbildung und Humuswandlung in Waldbeständen.* Diss. ETH-Zürich, Nr. 9572, 146 p.

PONGE, J.-F., 1984.– Etude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. I. La couche L1 d'un moder sous pin sylvestre. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 21 : 161-187.

PONGE, J.-F., 1990.– Ecological study of a forest humus by observing a small volume. I. Penetration of pine litter by mycorrhizal fungi. *Eur. J. For. Path.,* 20 : 290-303.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 369-375

PROCESSUS HYDRIQUES DANS DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS*

Francesco IOVINO[1], Sergio CINNIRELLA[2], Antonella VELTRI[2]
& Giovanni CALLEGARI[2]

[1] *Département Agrochimie et Agrobiologie, Université de Reggio Calabria, Italie.*
[2] *Institut Écologie et Hydrologie Forestier, C.N.R, Cosenza, Italie.*
(cinni@area.cs.cnr.it)

SUMMARY
(original scientific paper)

HYDRIC PROCESSES IN FOREST ECOSYSTEMS.
*This paper highlights the results of a research on hydric processes in different forest systems to evaluate the effectiveness on soil conservation. Reafforestations of pine (*P. laricio *Poir.) and oak coppices (*Q. pubescens *Willd. and* Q. frainetto *Ten.) where chosen because they are representative of conditions throughout the Mediterranean area.*
The interception, which is a function of the forest cover, is a significant factor in the hydrological balance and represents a variable fraction of the occurent rainfall while the stemflow represents a small fraction of the precipitation.
In the pine stands rainfall did not cause any runoff. This was both because of the crown interception and the infiltration in the soil. It was, moreover, possible to confirm that the reduction of density did not substantially modify the hydrological balance.

KEY WORDS : Oak coppice - Pine stand - Interception - Stemflow -Throughfall - Runoff - Erosion.

RÉSUMÉ
(travail original)

*Cette recherche a pour but l'analise du rôle de la forêt dans la conservation du sol à travers l'étude des bilans hydriques de différents peuplements forestiers. Les recherches ont été effectuées dans des reboisements de pin laricio (*P. laricio *Poir.) et dans des taillis de chêne (*Q. pubescens *Willd. et* Q. frainetto *Ten.), peuplements que l'on retrouve très fréquemment dans la zone méditerranéenne.*
L'interception est une composante significative du bilan hydrologique et représente une partie variable des pluies incidentes en fonction de la couverture forestière. L'écoulement le long du tronc représente une fraction reduite de la pluie.
Dans les peuplements de pin laricio, les précipitations n'ont provoqué aucun ruisselement. On a vérifier que la réduction de la densité n'altère pas de façon considérable le bilan hydrique.

MOTS CLÉS : Taillis de chêne - Reboisements de Pin - Interception - Écoulement le long des troncs - Précipitation au sol - Érosion.

INTRODUCTION

Le boisement a des conséquences importantes sur le ruissellements car il augmente la capacité d'infiltration de l'eau dans le sol, il réduit la vitesse moyenne d'écoulement le long du versant et il augmente la quantité d'eau retenue par le sol. Ces processus sont strictement liés à l'érosion superficielle et par conséquent aux transports solides des cours d'eau (BLACKIE *et al.*, 1980; FATTORELLI, 1987; SWANK, 1982).

Cette étude, réalisée dans des reboisements de pin laricio (*P. laricio* Poir.) et dans des taillis de chêne (*Q. pubescens* Willd. et *Q. frainetto*, Ten.), évalue à travers les bilans hydriques l'efficacité de la forêt pour ce qui concerne la conservation du sol.

* Manuscrit reçu le 13 novembre 1996; version révisée acceptée pour publication le 28 octobre 1997.

Source : MNHN

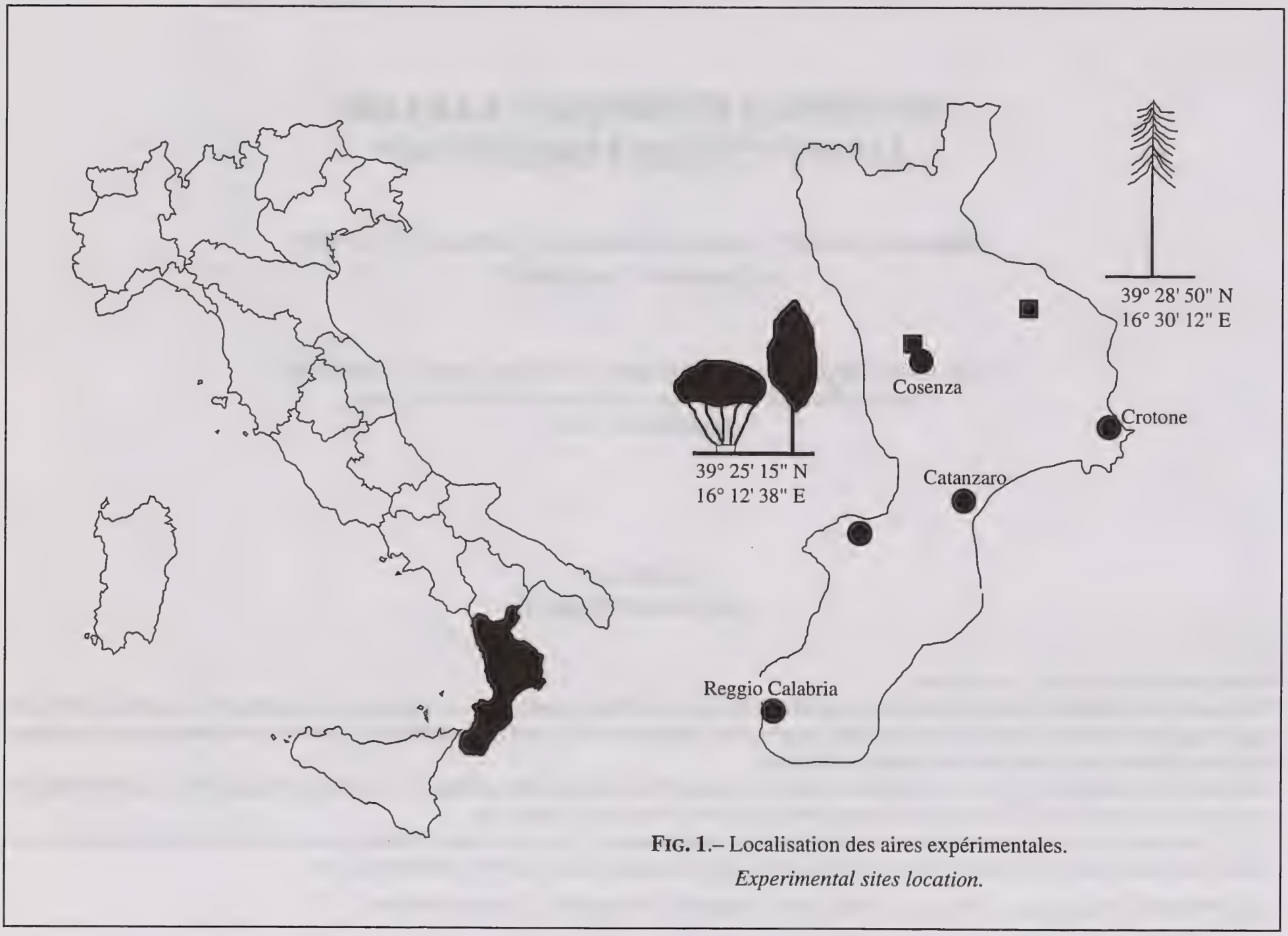


FIG. 1.– Localisation des aires expérimentales.
Experimental sites location.

DESCRIPTION DES SITES

Taillis de chênes.– Les aires d'étude (39°25'15'' N, 16°12'38'' E Greenwich) se trouvent dans des taillis de chênes équipées depuis 1993 pour des mesures hydrologiques et d'érosion (BUTTAFUOCO *et al.*, 1994) (FIG. 1).

Dans la table I sont exposés les principaux paramètres géomorphologiques et pédologique des aires.

Dans les taillis avec réserves le sous-bois est caractérisé par *Crataegus monogina, Rosa canina, Smilax aspera, Erica arborea, Olea oleaster, Phillirea latifolia* alors que dans les placettes de taillis sous futaie le sous-bois est absent.

Reboisements de Pin laricio.– Les aires (39°28'50'' N, 16°30'12'' E Greenwich) (FIG. 1) sont localisées à l'intérieur d'un bassin expérimental où les études sur l'hydrologie et sur l'érosion (CALLEGARI *et al.*, 1994) sont effectuées depuis plus d'une décennie.

Les deux aires sont situées dans un peuplement de pin laricio équipé en 1994 (TAB. I).

Dans toutes les deux aires le sous-bois est absent.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les placettes ont été équipées pour mesurer :

- la *précipitation totale* (P) ou pluie incidente, déterminée avec des pluviographes standards ;
- la *précipitation au sol* (T) a été mesurée en utilisant des récepteurs (15 dans le pin laricio et 28 dans le taillis de chêne) ayant 962 cm^2 de surface de captage et placés à une hauteur de 70 cm du sol ;
- l'*écoulement le long des troncs* (S) a été mesuré sur des arbres cerclés avec du Néoprène et le volume d'eau recueilli a été converti en hauteur en le rapportant à la surface de la projection de la couronne de chaque arbre. Dans les parcelles de chêne l'écoulement a été mesuré dans les taillis sous futaie en équipant les réserves de toutes les classes ;
- le *ruissellement* (D) est mesuré à l'aide de caissons répartiteurs réalisés selon un prototype déjà proposé par CAVAZZA *et al.*, 1983 ;

Source : MNHN

TABLEAU I.– Principales caractéristiques des stations et des parcelles.
Main parameters of the station and of two experimental plots.

Stations d'études	**Don Bruno (Sila Greca)**		**Settimo (Crati)**	
Couvert forestière	Pin (témoin)	Pin (éclaircie)	Taillis sous futaie	Taillis avec reserves
Surface (m^2)	150		213	522
Altitude (m.s.m.)	1 090		225	270
Exposition	Est		Nord	Nord
Pente moyenne (%)	0,3		0,23	0,25
Précipitation moyenne annuelle (mm)	1 179		1 021	
Jours de pluie	99		93	
Précipitation en hiver (mm)	837,0		452,0	
Précipitation en été (mm)	83,0		59,0	
Température moyenne annuelle (°C)	9,0		16,3	
Température moyenne des mois froid (°C)	0,1		7,4	
Température moyenne des mois chaud (°C)	18,3		26,0	
Géologie	Roche acide plutonique		Agglomérat	
Sols	Typic Xerumbrepts		Ulthic Haploxeralfs	
Drainage	Moyenne		Moyenne	
Âge du peuplement (ans)	35		7	5
Nombre de tiges ou cépées (N/ha)	1 533	867	3 250	1 934
Nombre de brins (N/ha)	–		8 100	11415
Diamètre moyen (cm)	23,10	25,70	2,2	2,5
Surface terrière (m^2/ha)	64,46	44,86	1,83	0,3
Nombre de réserves (N/ha)	–		I-214 ; IV-49	230
Diamètre moyen des réserves (cm)	–		I-3 ; IV-35	15,4
Surface terrière des réserves (m^2/ha)	–		I-0,004 ; IV-3,44	4,27

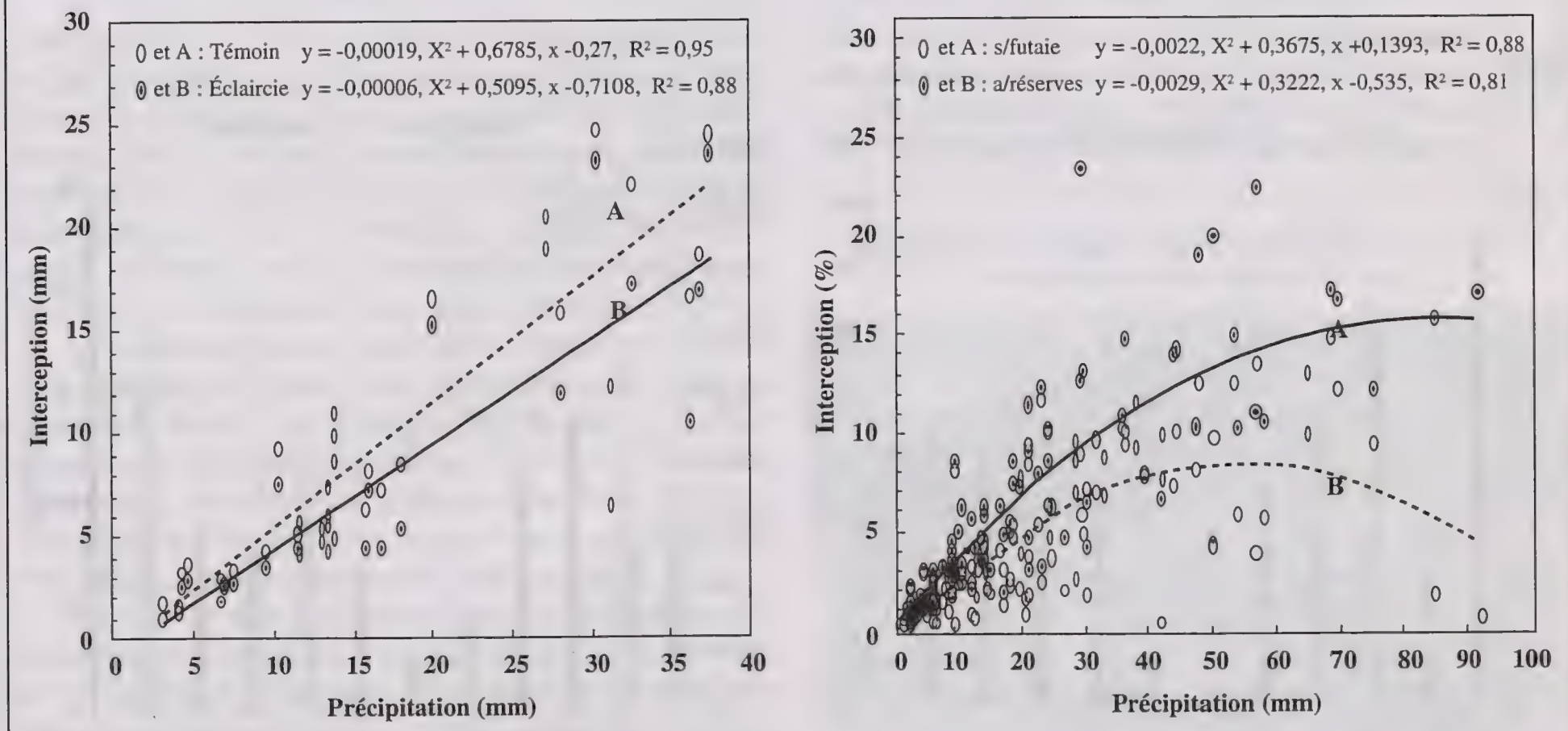


FIG. 2.– Données et équations décrivant la relation entre la précipitation et l'interception.
Data and equations of the precipitation-interception relationship.

Source : MNHN

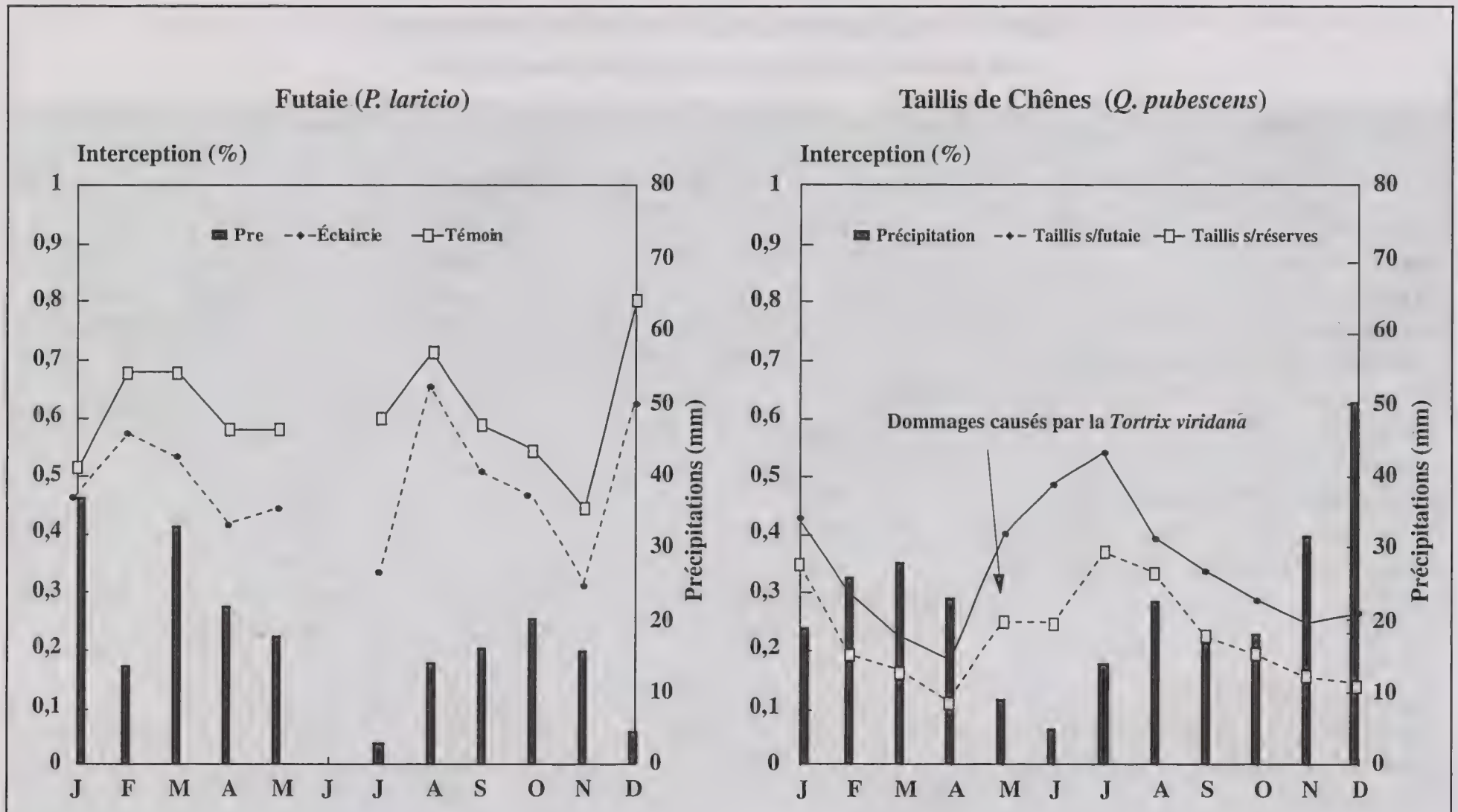


FIG. 3.– Variation mensuelle moyenne du pourcentage d'interception.

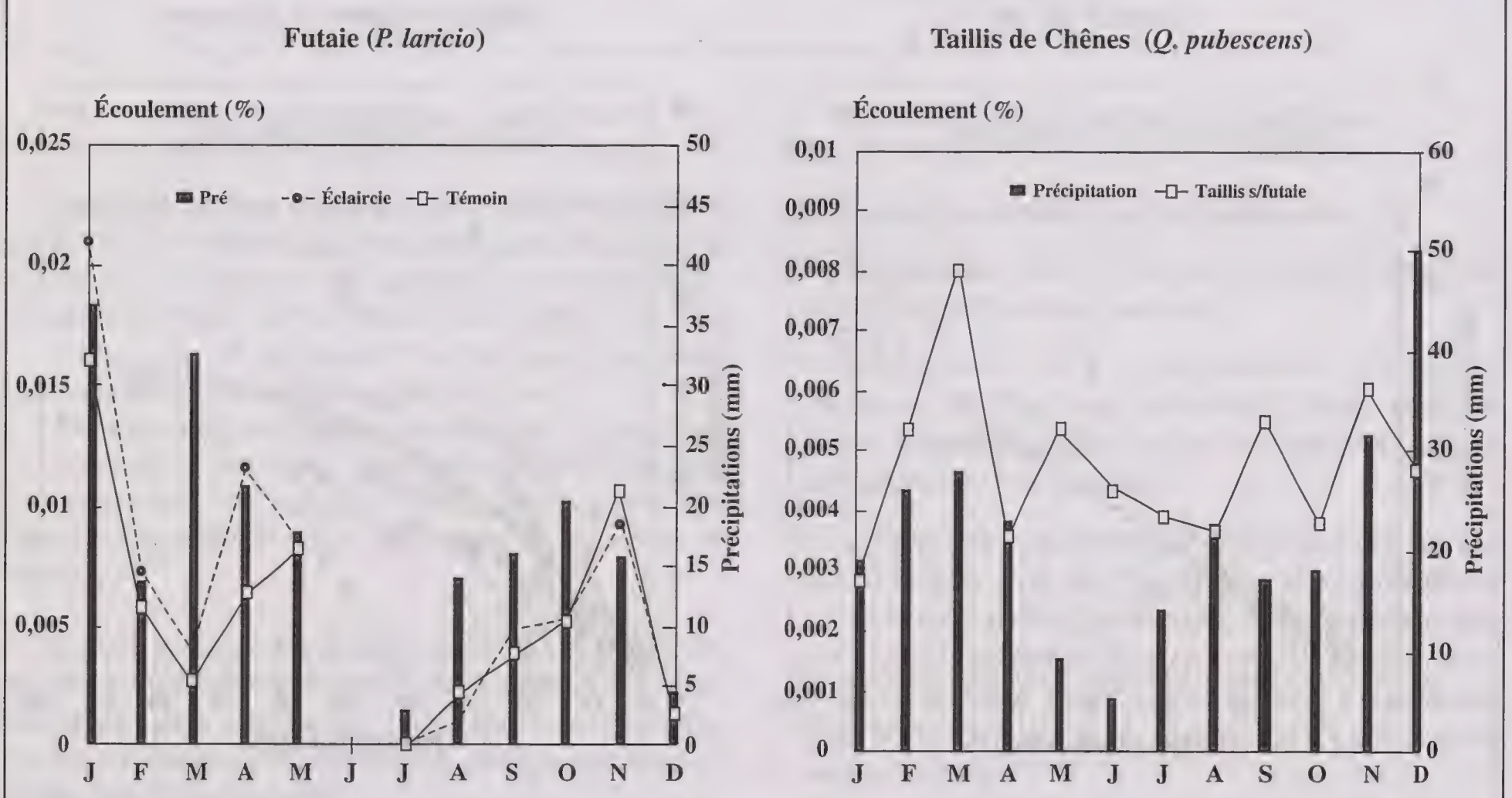


FIG. 4.– Variation mensuelle moyenne du pourcentage d'écoulement.
Mean monthly variation of the percentual stemflow.

Source : MNHN

TABLEAU II.– Paramètres observés dans le taillis de chêne.
Parameter observed in the oak coppice.

	TAILLIS DE CHENE				
	MOY	MIN	MAX	DEV.STD	ERR.STD
Précipitation (mm)	22,5	1,2	91,8	19,77	1,89
Durée (h)	8,6	0,3	58,7	9,90	0,95
Intensité max (mm/h)	5,6	0,2	19,4	4,11	0,39
Intensité moy (mm/h)	4,6	0,4	38,8	5,57	0,53
Taillis sous futaie					
Interception (mm)	6,5	0,4	23,5	5,23	0,50
Écoulement (mm)	0,1	0,0	1,0	0,16	0,02
Ruissellement (mm)	0,6	0,0	9,4	1,60	0,15
Transport solide (g/l)	0,22	0,00	16,83	1,6192	0,1551
Taillis avec réserves					
Interception (mm)	4,1	0,2	14,8	3,59	0,34
Ruissellement (mm)	0,2	0,0	2,5	0,45	0,04
Transport solide (g/l)	0,16	0,00	7,86	0,7823	0,0749

- l'*érosion* (E) a été évaluée par la détermination de la turbidité dans des échantillons d'un litre prélevés dans les caissons décrits auparavant.
- l'*interception* (I) a été calculée en soustrayant la somme des précipitations au sol (T) et de l'écoulement le long des troncs (S) aux précipitations incidentes (P).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Taillis de chêne.– 136 cas de précipitations ont été étudiés (TAB. II).

La valeur moyenne **entre tout les cas observés** de l'interception du taillis avec réserves a été de 15,2 % contre les 23,6 % du taillis sous futaie avec une différence de 8,4 %. La loi qui décrit la relation entre la précipitation et l'interception est $I = aP^2 + bP + c$. Les coefficients des équations sont $a = 0{,}0022$, $b = 0{,}3675$, $c = 0{,}1393$ ($R^2 = 0{,}88$) pour les taillis sous futaie et $a = 0{,}0029$, $b = 0{,}3222$, $c = 0{,}535$ ($R^2 = 0{,}81$) pour le taillis avec réserves. Les équations ont évidencié une capacité de rétention plus grande dans le taillis sous futaie.

L'écoulement le long des troncs, mesuré uniquement dans le taillis sous futaie, a été en moyenne, dans tous les cas et dans toutes les classes des réserves, du 0,31 % (rapport entre la precipitation incidente et l'écoulement le long des troncs) ; l'écoulement n'a jamais dépassé le 1,5 %. Les valeurs mesurées suivent le comportement phénologique avec un pic pendant l'absence des feuilles (FIG. 4).

Les valeurs de ruissellement mesurées mettent en évidence une différence entre les deux types structuraux : 0,6 et 0,2 mm (valeurs moyennes) respectivement dans le taillis sous futaie et dans celui avec réserves. Les coefficients de ruissellement sont très bas : 1,6 % dans le taillis sous futaie et 0,6 % dans le taillis avec réserves ; la production de transport solide est donc très limitée : 0,22 g/l dans le taillis sous futaie et 0,16 g/l dans celui avec réserves.

Les figures 5 et 6 illustrent la variation du ruissellement et du transport solide pendant les différentes saisons de l'année.

Pendant l'année la quantité de précipitations interceptées suit le cycle phénologique des espèces (FIG. 3) ; on trouve les "minima" quand le couvert forestier est absent (les feuilles brunies demeurent jusqu'au début avril, il a été observé quelques cas de plantes avec le double feuillage : feuilles sénescentes et vertes).

Le comportement aussi différent du taillis sous futaie est lié à l'influence des réserves (classes III et IV) qui déterminent un degré élevé de couvert forestier grâce aux cimes très étendues (60-170 m^2).

Reboisements de pin laricio.– Les cas pluviométriques observés n'ont pas provoqué des écoulements superficiels dans les deux parcelles.

L'interception moyenne dans la parcelle éclaircie représente le 47 % de la pluie incidente. Dans celle qui n'a pas été éclaircie l'interception moyenne est du 58 %.

La valeur de l'écoulement le long du tronc représente le 0,77 % de la pluie incidente dans la parcelle éclaircie et le 0,66 % dans celle sans éclaircie (TAB. III) (FIG. 4).

Les données mettent en évidence que des intensités de pluie de 15 à 20 mm provoquent, dans un peuplement éclairci, une capacité d'interception de 43 % dans la période automne-hiver et de 45 % dans la période printemps-été ; celui non éclairci intercepte, respectivement 54 % et 58 %.

Pendant l'année il y a une faible variation de l'interception entre les deux périodes (FIG. 3). Les cas étudiés ont permis de définir la loi qui relie l'interception et la précipitation, qui d'ailleurs est la même de celle des taillis ; les coefficients des équations sont : $a = 0{,}0019$, $b = 0{,}6785$, $c = 0{,}927$ ($R^2 = 0{,}95$) pour le témoin et $a = 0{,}00006$, $b = 0{,}5095$, $c = 0{,}7108$ ($R^2 = 0{,}88$) pour les données de la parcelle éclaircie.

TABLEAU III.– Paramètres observés dans la futaie de pin laricio.
Parameter observed in pin laricio stand.

	FUTAIE DE PIN LARICIO				
	MOY	MIN	MAX	DEV.STD	ERR.STD
Précipitation (mm)	17.0	3.0	37.4	10.8	2.0
Durée (h)	7.6	1.4	26.0	5.7	1.1
Intensité max (mm/h)	5.7	1.4	19.0	3.9	0.7
Intensité moy (mm/h)	3.0	0.9	5.7	2.5	0.48
Témoin					
Interception (mm)	9.8	1.6	24.8	7.1	1.3
Écoulement (mm)	0.13	0.0	0.59	0.16	0.03
Ruissellement (mm)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Transport solide (g/l)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Éclaircie					
Interception (mm)	8.0	1.0	23.6	6.6	1.2
Écoulement (mm)	0.11	0.0	0.78	0.2	0.04
Ruissellement (mm)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Transport solide (g/l)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

Source : MNHN

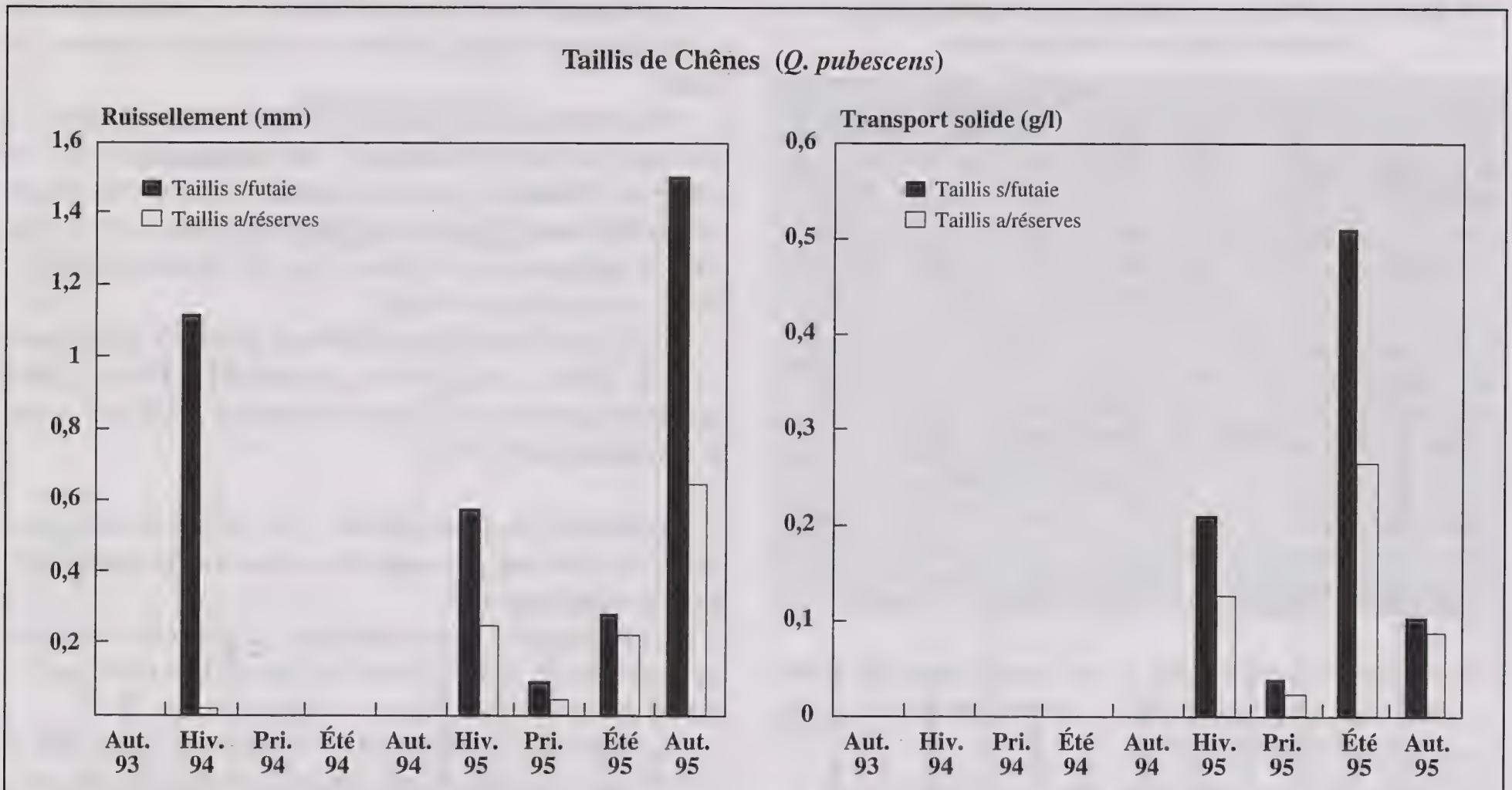


FIG. 5.– Variation saisonnière moyenne du ruissellement.
Mean seasonal variation of the runoff.

FIG. 6.– Variation saisonnière moyenne du transport solide.
Mean seasonal variation of the suspended sediment.

CONCLUSIONS

Les données recueillies permettent de définir certains éléments significatifs à propos de l'influence que la forêt a sur le bilan hydrologique.

L'interception est une composante significative du bilan hydrologique, et représente une fraction variable des pluies incidentes en fonction du type de couvert forestier.

L'âge, la densité et la structure des taillis influencent l'interception. Dans le taillis sous futaie les réserves adultes jouent un rôle important grâce à leur couronne.

L'écoulement le long des troncs a été très bas et pas déterminant pour le calcul de l'interception.

Dans le taillis avec réserves la reconstitution de la végétation herbacée et arbustive, suite à la coupe des rejets, détermine une réduction de l'écoulement superficiel et, par conséquent, de l'érosion. Par rapport au taillis sous futaie l'écoulement superficiel est toujours contenu.

Dans le reboisement de pin, la réduction de la densité des arbres de 94 % à 84 % n'a pas vraiment altéré le bilan hydrique. La différence entre les valeurs moyennes de l'interception qui en résulte est du 11 %.

La valeur de l'écoulement le long du tronc représente une fraction minimum de la pluie incidente.

Dans les peuplements de pin laricio, on a pas observé des cas de ruissellement.

Les résultats obtenus dans les taillis et le reboisement nous laissent faire des considérations sur la forêt, la conservation du sol et l'aménagement forestier.

L'augmentation de l'eau dans le sol, provoquée par les coupes dans les taillis, ne favorise pas l'érosion quand les horizons ne sont pas perturbés et elle s'atténue de façon importante dès les premières années même pendant la période d'invasion de la végétation herbacée et des arbustes qui suit la coupe, comme l'a déjà démontré SWANK (1988).

Le ruissellement et l'érosion augmentent à cause de la compactation et de la modification des horizons du sol déterminées par le débusquage et le débardage du bois.

Pour toutes ces raisons dans les taillis, le nombre et la condition des réserves, l'allongement de l'âge d'exploitabilité, la réglementation relative du pâturage, la prévention des incendies, le nombre et la distribution des coupes sont très importants pour la conservation du terrain.

L'utilité des reboisements des versants pour limiter l'érosion et pour améliorer les caractéristiques biologiques et physico-chimiques du sol témoignent l'importance du recouvrement forestier des collines et des montagnes, surtout où l'on a des limitations dues aux caractéristiques bioclimatiques de la station, et représentent souvent un objectif stratégique dans la sauvegarde et dans la protection de l'environnement.

Par rapport à la destruction de la forêt, le reboisement provoque des effets graduels et au début invisibles. Le carac-

Source : MNHN

tère graduel est lié au système : à une phase initiale où les effets immédiats sur le régime des eaux le long des versants sont dûs aux techniques de préparation du sol, succède le stade de protection du sol par le couvert des cimes, puis successivement l'amélioration du sol par les apports de litière qui varient selon les espèces employées (CORONA *et al.,* 1996).

Les reboisements bénéficient d'un aménagement orienté vers des conditions écologiques qui permettront l'implantation de la forêt. De cette façon l'action de protection du sol fait place à celle de conservation, qui est inhérente aux systèmes complexes. Les éclaircies, en effet, représentent un outil efficace pour favoriser ce genre de processus évolutifs (CIANCIO *et al.,* 1995).

BIBLIOGRAPHIE

AUSSENAC, G., 1981.– L'interception des précipitations par le couvert forestier. *La Houille Blanche*, 7/8 : 531-536.

AUSSENAC, G. & BOULANGEAT, C., 1980.– Interception des précipitations et évapotranspiration réelle dans des peuplements de feuillus (Fagus sylvatica.) et de résineux (Pseudotsuga menziesii). *Annales des Sciences Forestières*, 37 (2) : 91-107.

BLACKIE, J. R., FORD, E.D., HORNE, J.E.M., KINSMAN, D. J. J, LAST, F. T. & MOORHOUSE, P., 1980.– *Environmental effects of deforestation, an annotated bibliography*. Freshwater Biological Association. Occ. Paper, 10 : 173 pp.

BUTTAFUOCO, G., CALLEGARI, G., CINNIRELLA, S. & IOVINO, F., 1994.– Hydrological balance and erosion observations on oak coppices. *Proceedings of the International Symposium on Forest Hydrology*. Tokyo, Japan : 585-591.

CALLEGARI, G., IOVINO, F. & VELTRI, A., 1994.– Effects of silvicultural operations on the hydrological processes in an experimental watershed (First results). *Proceedings of the International Symposium on Forest Hydrology*. Tokyo, Japan : 603-609.

CAVAZZA, L., LINSALATA, D. & DE FRANCHI, A. S., 1983.– Nuovi modelli di misuratori per la determinazione dell'erosione idrica. *Quaderno* 129, C.N.R. Roma.

CIANCIO, O. & IOVINO, F., 1995.– I sistemi forestali e la conservazione del suolo. Accademia dei georgofili. *Quaderno,* VII : 85-146.

CORONA, P., IOVINO, F. & LUCCI, S., 1996.– La gestione dei sistemi forestali nella conservazione del suolo. *Economia Montana-Linea Ecologica,* 3: 2-10.

DOLMAN, A. J., 1987.– Summer and winter rainfall interception in an oak forest. Predictions with an analitycal and a numerical simulation model. *Journal of Hydrology*, 90 : 1-9.

FATTORELLI, S., 1987.– Bilancio idrologico nei bacini forestali. Atti del Convegno Dinamica dell'acqua nel terreno e bilancio idrologico nei bacini agroforestali. *Grafiche Erredici Padova.*

GIACOMIN, A. & TRUCCHI, P., 1992.– Rainfall interception in a beech coppice (Acquerino, Italy). *Journal of Hydrology*, 137 : 141-147.

NIZINSKI, J. & SAUGIER, B., 1989.– Dynamique de l'eau dans une chênaie (*Quercus petraea*) en forêt de Fontainebleau. *Annales des Sciences Forestières*, 46 : 173-186.

PONTAILLER, J., Y., NIZINSKY, J. & SAUGIER, B., 1988.– Bilan de l'eau et évapotranspiration de forêt feuilleus. *In* : R. CALVET (ed.), *Études sur les transferts d'eau dans le système sol - plant - atmosphère*. INRA : 329-355.

SCARASCIA MUGNOZZA, G., VALENTINI, R., SPINELLI, R. & GIORDANO, E., 1988.– Osservazioni sul ciclo dell'acqua in un bosco ceduo di Quercus cerris L. *Annali dell'Accademia Italiana di Scienze Forestali*, XXXVII : 3-21.

SWANK, W.T., 1982.– *Studi di Ecologia e Idrologia Forestali*. Università di Padova.

SWANK, W.T., 1988.– Stream chemistry responses to disturbance. *In* : SWANK, W. T. & CROSSLEY, D. A. Jr. (eds.), *Forest hydrology and ecology at Coweeta*. Springer-Verlag : 339-357.

TEKLEHAIMANOT, Z., JARVIS, P., G. & LEDGER, D., C., 1991.– Rainfall interception and boundary layer conductance in relation to tree spacing. *Journal of Hydrology*, 123 : 261-278.

VIVILLE, D., BIRON, P., GRANIER, A., DAMBRINE, E. & PROBST, A., 1993.– Interception in a mountainous declining spruce stand in the Strengbach catchment (Vosges, France). *Journal of Hydrology*, 144: 273-282.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 377-382

PATTERNS OF HUMUS FORMS AND VEGETATION IN MANAGED NORWAY SPRUCE FORESTS AT HOCHWECHSEL (AUSTRIA)*

Gerhard KARRER[1] & Michael ENGLISCH[2]

[1]*University of Agricultural Science, Institute of Botany, Feistmantelstr. 4, A-1180 Vienna.*
[2]*Federal Forest Research Centre, Institute for Forest Ecology, Seckendorff-Gudentweg 8, A-1131 Vienna, Austria.*

SUMMARY
(original scientific paper)

This study was started in order to overcome difficulties in interpreting humus forming processes in managed Norway spruce forests at Hochwechsel (Austria). The spatial diversity of humus horizons was characterized by micro-site parameters. Humus descriptions were based on morphological and chemical characters, and vegetation relevées. Classification of micro-sites gave 20 types representing different humus building processes which are mainly triggered by micro-site environmental factors and growth strategies of plant species dominating in the understory.

KEY WORDS: Humus form - Spatial diversity of vegetation - Soil chemical properties - Spruce forest - Austria.

RÉSUMÉ
(travail original)

FORMES D'HUMUS ET VÉGÉTATION DANS DES FORETS AMÉNAGÉES D'ÉPICÉAS À HOCHWECHSEL (AUTRICHE).
Cette étude a eu pour but de mieux comprendre les processus de formation des humus dans des forêts aménagées d'épicéas à Hochwechsel (Autriche). La diversité spatiale dans les horizons d'humus a été caractérisée par des paramètres de microstation, par des descriptions morphologiques d'humus, par des paramètres analytiques chimiques et des relevés de la végétation. La classification des 20 microstations représentant les différents processus de formation d'humus reconnues dans cette étude met en évidence l'importance des paramètres liés aux microstations et aux espèces végétales dominantes du sous-étage.

MOTS CLÉS : Forme d´humus - Diversité spatiale de la végétation - Propriétés chimiques du sol - Pessière - Autriche.

INTRODUCTION

Humus horizons are composed of organic debris from plants, microbes and soil fauna as well as mineral components. They form the habitat of decomposer organisms and the main rooting zone of the understory and tree vegetation. Besides, they serve as sink and source for nutrients. Due to their high biological activity humus forms react to environmental changes in forest ecosystems (BERNIER, 1996). This results in a high diversity of humus forms both in space and time.

Our study was planned due to problems when interpreting small-scale humus form diversity in mature Norway spruce (Picea abies) forests. This diversity can be better understood by analyzing the relationships among site parameters, tree and understory vegetation, humus forms and nutrient properties of endo- and ectorganic horizons.

Only few studies were concerned with micro-scale diversity of humus forms. They are mostly limited to old-growth forests (KLINKA *et al.*, 1994; ZHANG & LIANG, 1995) or stands with a high degree of naturalness (BERNIER, 1996; BERNIER & PONGE, 1993, 1994). There is little knowledge on micro-scale diversity within intensively managed forest stands and studies were mostly devoted to special problems or to comparisons between different stands (MÖLLER, 1987; KLINKA *et al.*, 1990).

In this study we try to answer the following questions:

• Is it possible to characterize humus form taxa by chemical properties? Can ecto- and endorganic master hori-

* Manuscrit reçu le 8 novembre 1996; version révisée acceptée pour publication le 29 décembre 1997.

Source : MNHN

zons and subordinate horizons be differentiated by chemical properties?

• Is spatial diversity of humus-building processes recognizable in intensively managed stands?

• Are there interactions between humus form diversity and understory vegetation?

METHODS

We chosed three plots on the southern slope of Hochwechsel (Styria, Austria), the eastern-most part of the crystalline Central Alps.

Mean annual temperature ranges from 8.0° C, at 500 m, to 6.4° C, at 1000 m and total precipitation from 850 to 1070 mm per year. Distinct precipitation maxima occur in summer when 68% of precipitation total fall from May to October.

Wechselgneiss with low content of Ca and Mg is the parent rock for dystric cambisols and podzols characterized as acid and nutrient-poor.

Forest community at plot 1 (1070 m) is Luzulo-Abieti-Fagetum festucetosum altissimae, Luzulo-Abietetum typicum at plot 2 (1220 m) and Homogyne-Piceetum luzuletosum sylvaticae at plot 3 (1440 m). All stands where intensively managed during the last centuries.

Each plot, covering 1 ha, is homogenous with respect to climate, soil, relief and vegetation, at least at the scale of forest communities. Vegetation micro-relevées (50 x 50 cm), relevées of micro-site characteristics, humus and soil sampling were carried out along a regular grid of 10 x 10 m resulting in 100 subplots per plot. At each subplot all horizons of the humus profil were sampled separately by means of a core sampler (d = 70 mm). The number of replicates for samples was up to 3 depending on the thickness of the respective horizon.

Description of vegetation and site characteristics followed KILIAN & MAJER (1990), for humus relevées KLINKA *et al.* (1981). Ectorganic horizons were described after BABEL (1975), endorganic horizons after BLUM *et al.* (1989). Humus forms were identified according to FINK (1969), ARBEITSKREIS BODENKUNDE (1982) and BRETHES *et al.* (1993).

Subplots were classified into micro-site types (= MST) considering total cover of understory vegetation, coverage of dominant herb species, inclination, aspect, micro-relief, original material for humus formation, humus form, depth of horizons and special features like decaying wood, erosion and abundance of rock fragments.

Growth form characters were stated due to morphological characters and their variation in space and time. Growth forms and strategies were classified following KÄSTNER & KARRER (1995) and GRIME (1979).

Humus and organic soil horizons were analyzed for pH in a 1:12.5 material: 0.01 mol/l $CaCl_2$-solution using a combination electrode. Organic C was measured by combustion in O_2-stream and IR-detection of CO_2. Estimation of total N was done with a Kjeltec Autoanalyzer. Exchangeable cations were analyzed using 0.1 mol/l $BaCl_2$ (unbuffered) and atomic adsorption spectrophotometry (BLUM *et al.*, 1989).

RESULTS AND DISCUSSION

Figure 1 gives mean C/N-ratios of all samples grouped according to F-, H- and A- horizons and humus forms classified after FINK(1969). Increasing humification from F- to A-horizons is indicated by narrowing C/N-ratio. Low decomposition rate of organic material in mor-like moder and mor is reflected by the flattened part of C/N-curve from H- to A-horizon. In mull-like moder steepening of C/N-curve documents the acceleration of decomposition rate from H- to A-horizon. Only main humus forms (mull, moder, mor) differ significantly with respect to C/N-ratio (Tukey-test, $p \leq 0{,}05$).

Correlations between humus forms and soil features on the one hand and understory vegetation on the other hand were studied on plot 2. Soil features are given in Table I. The Ahe-horizon shows very high content of Carbon; throughout the profile base saturation and CEC are low.

Micro-site classification gave 20 MST named by their main features. In order to relate chemical characteristics to

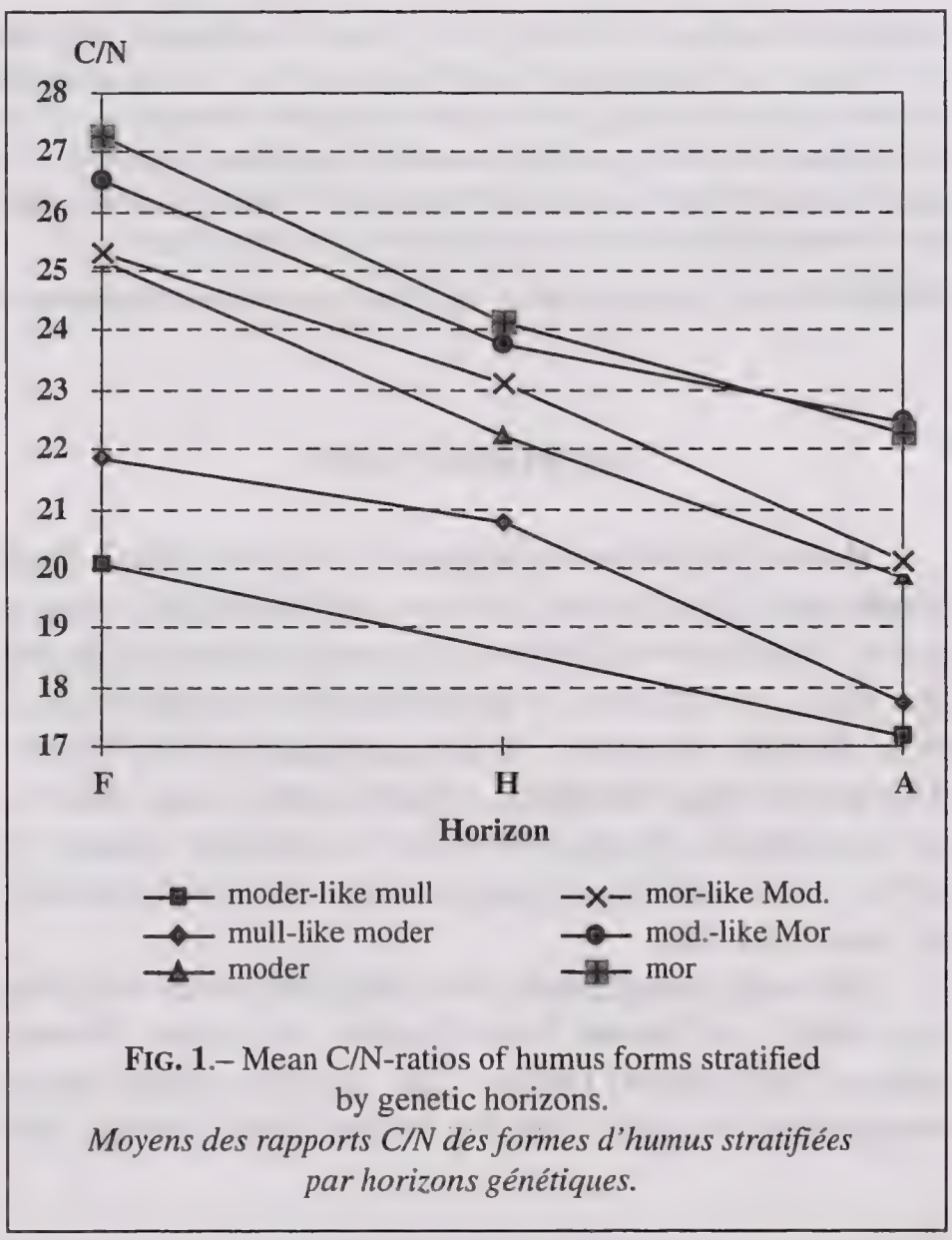


FIG. 1.– Mean C/N-ratios of humus forms stratified by genetic horizons.
Moyens des rapports C/N des formes d'humus stratifiées par horizons génétiques.

Source : MNHN

TABLE I.– Soil features (pH-value, organic C, total N, C/N-ratio, base saturation, CEC) of plot 2 (dystric cambisol, mean values of three profiles, mineral soil horizons).

Paramètres analytiques chimiques selectionées (valeur pH, C organique, N total, rapport C/N, taux de saturation, capacité d'echange cationique) à placette 2 (dystric cambisol, moyenne de 3 profiles, horizons du sol).

Horizon	Depth[cm]	pH ($CaCl_2$)	C_{org}[mg.g^{-1}]	N_{tot}[mg.g^{-1}]	C/N-ratio	BS [%]	CEC [µmol$_c$.g^{-1}]
Ahe	0-8	3.22	114	5.8	19.7	12.9	129.5
Bv1	8-21	3.51	78	3.8	21.3	8.2	75.6
Bv2	21-30	4.02	47	1.7	27.6	8.3	61.7
BC	30+	4.11	48	1.8	26.7	16.7	56.9

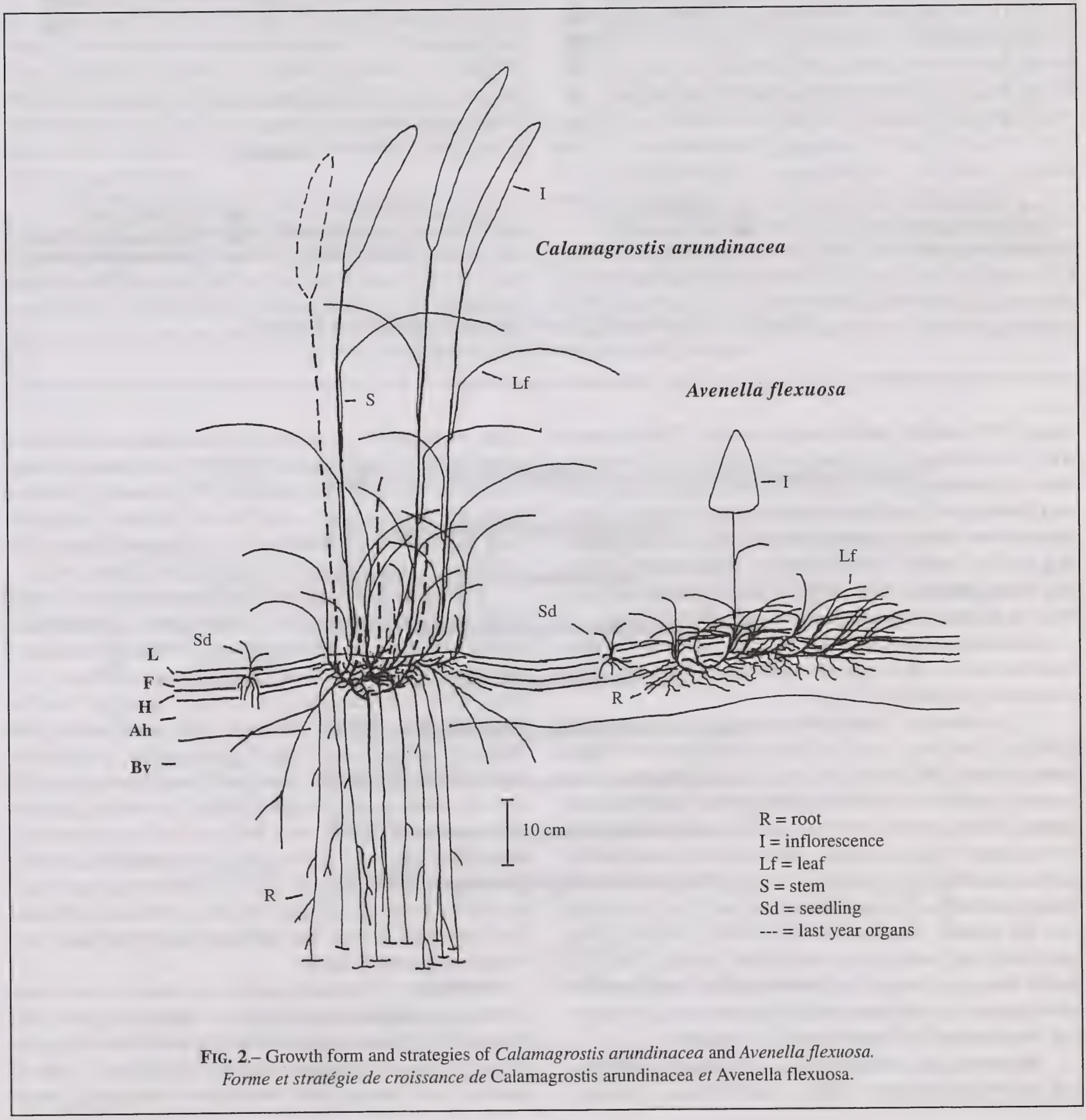


FIG. 2.– Growth form and strategies of *Calamagrostis arundinacea* and *Avenella flexuosa.*
Forme et stratégie de croissance de Calamagrostis arundinacea *et* Avenella flexuosa.

Source : MNHN

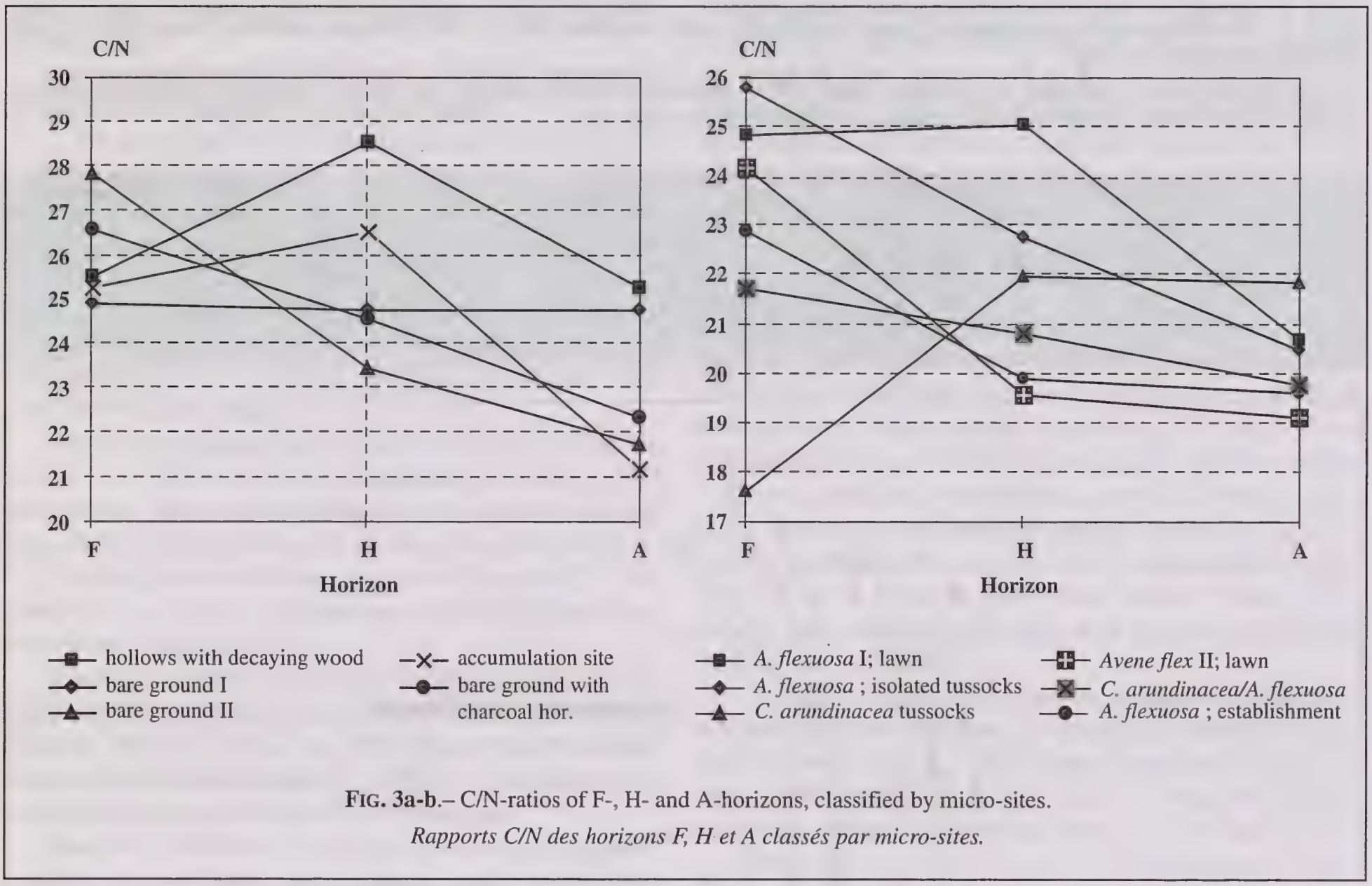


FIG. 3a-b.– C/N-ratios of F-, H- and A-horizons, classified by micro-sites.

Rapports C/N des horizons F, H et A classés par micro-sites.

these MST's mainly the C/N-ratio was used. This feature is well correlated to N-mineralization (SCHEFFER-SCHACHTSCHABEL, 1984). ZÖTTL (1968) found significant correlations of N-mineralization when site classes were formed with similar capability of microbial decomposition (e.g mull or moder). Accordingly v. ZEZSCHWITZ (1976), and ARGE BODENKUNDE (1982) classify humus forms by horizon depths, morphological features and C/N ratios.

Calamagrostis arundinacea and *Avenella flexuosa* were selected to show growth form strategies dominant in understory vegetation (FIG. 2).

C. arundinacea forms loose tussocks by extravaginal tillering. Seedlings start on sites with disturbed humus layer. Some of the primary leaves are overwintering. Under natural conditions establishment growth manifested by intense tillering lasting for 4-5 years and terminated with the arising of flowering shoots. Big tussocks developed by subsequent basal extravaginal tillering. Bigger roots are strong and thick and inserted extravaginally and grow deep into the subsoil; they are branched distally and thickened proximally for storage and contraction. Within loose tussocks there are many fine roots inserted intravaginally which serve for additional nutrient uptake from decomposing litter catched by the eel basket-like tussock.

Morphological features of *C. arundinacea* influence the micro-site structure. Once established its growth is rather independent from nutrient and water supply in the upper soil horizons because most of the roots penetrate deep horizons with weathering minerals. By its tussock baskets a minimum but continuous supply with nitrogen is guaranteed. Because of its behaviour as a dominant species we classified *C. arundinacea* as a C-strategist GRIME, 1979).

A. flexuosa forms more or less dense tussocks as young adult but also dense lawns as older genets. Germination takes place at any niche in the forest. Seedlings form a primary leaf rosette as well as some intravaginal tillers. Next year young individuals tend to develop dense tussocks by heavy tillering. On nutrient-poor soils *A. flexuosa* starts flowering normally from the 3rd year on but, at sufficient nutrient supply, possibly from the 2nd on. Explorative adult growth starts by extravaginal tillers. In spring, ground leaves are more or less erect but later in the year they lay down by slackening leaf sheats and the terminal meristem growth progresses upwards. Thus neighbouring humus layers are successively covered by leaves but also stabilized and examined closely for nutrients by adventitious roots within the F- and H-layer.

Although *A. flexuosa* occurs as more or less dense lawns, its competitive power is not so heavy as it looks like. In our study it seems to be a driving force for the decomposition processes in humus horizons. This grass is able to grow on low budget soils but flowers intensively when

Source : MNHN

mineralization is improved by opening the canopy. We proposed to classify *A. flexuosa* as a R-S-strategist.

Micro-site, soil and humus features may influence heavily the growth of plants. Mean C/N-ratios at the MST's of plot 2 (FIG. 3a+b) range from 17.5 to 28.5. In the F-horizon the C/N-ratio is narrow at MST's dominated by *C. arundinacea* and mostly intermediate at MST's dominated by *A. flexuosa*. Nearly all types without understory vegetation show wider C/N-ratios. The different slopes of C/N-curves for the MST's may account for a variety of humus-building processes.

MST's "accumulation site" (accumulation of litter at concave relief positions) and "hollows with decaying wood" were both encounterd at concave relief positions and characterized by very low cover of understory vegetation. Wide C/N-ratios (> 25) even widen in the H-horizons and narrow again in the A-horizons, thus indicating slower decomposition rate in the F- and H-horizons situated at relatively great depth.

MST's "bare ground II" and "bare ground with charcoal horizons" (charcoal content > 30% in H- and/or A-horizons) show wide C/N-ratios in the F-horizons (> 26) but narrower C/N-ratios in the H- and A-horizons indicate steady decomposition. MST "bare ground I" is characterized by very slow decompostion rates indicated by almost no change of C/N-ratios throughout F-, H- and A-horizons.

The narrowest C/N-ratios with fastest decomposition are documented at MST "*C. arundinacea* tussocks" (especially in the F-horizon) and at MST "*C. arundinacea*/*A. flexuosa*", both dominated by *C. arundinacea*.

The other 4 MST's in figure 3b are mainly characterized by the sole presence (MST "*A. flexuosa*; isolated tussocks") or by intermediate to high cover of *A. flexuosa*. MST's with low to intermediate cover of *Avenella* show low to moderate C/N-ratios in H- and A-horizons and rather favourable humus formation processes. The establishment of *A. flexuosa* is indicated by accelerated decomposition of spruce litter in F- and H-horizons. New litter is caught like in a trap at the surface of *A. flexuosa* lawns and mineralization of F-material seems to be improved at the border of lawn areas where inflorescences are more frequent. Older parts of the genets tend to reproduce rather by tillering. The original F- and H- horizons (mainly composed of spruce litter) which were present before the establishment of *A. flexuosa* diminish in depth under dominating *A. flexuosa* (FIG. 4).

MST's with dominant *A. flexuosa* may blurr different humus formation processes. Some have very quick decomposition indicated by narrow C/N-ratios and a decrease (of C/N) from F- to H- and A-horizons (flowering *A. flexuosa*). Some other micro-sites show higher C/N-ratios especially in

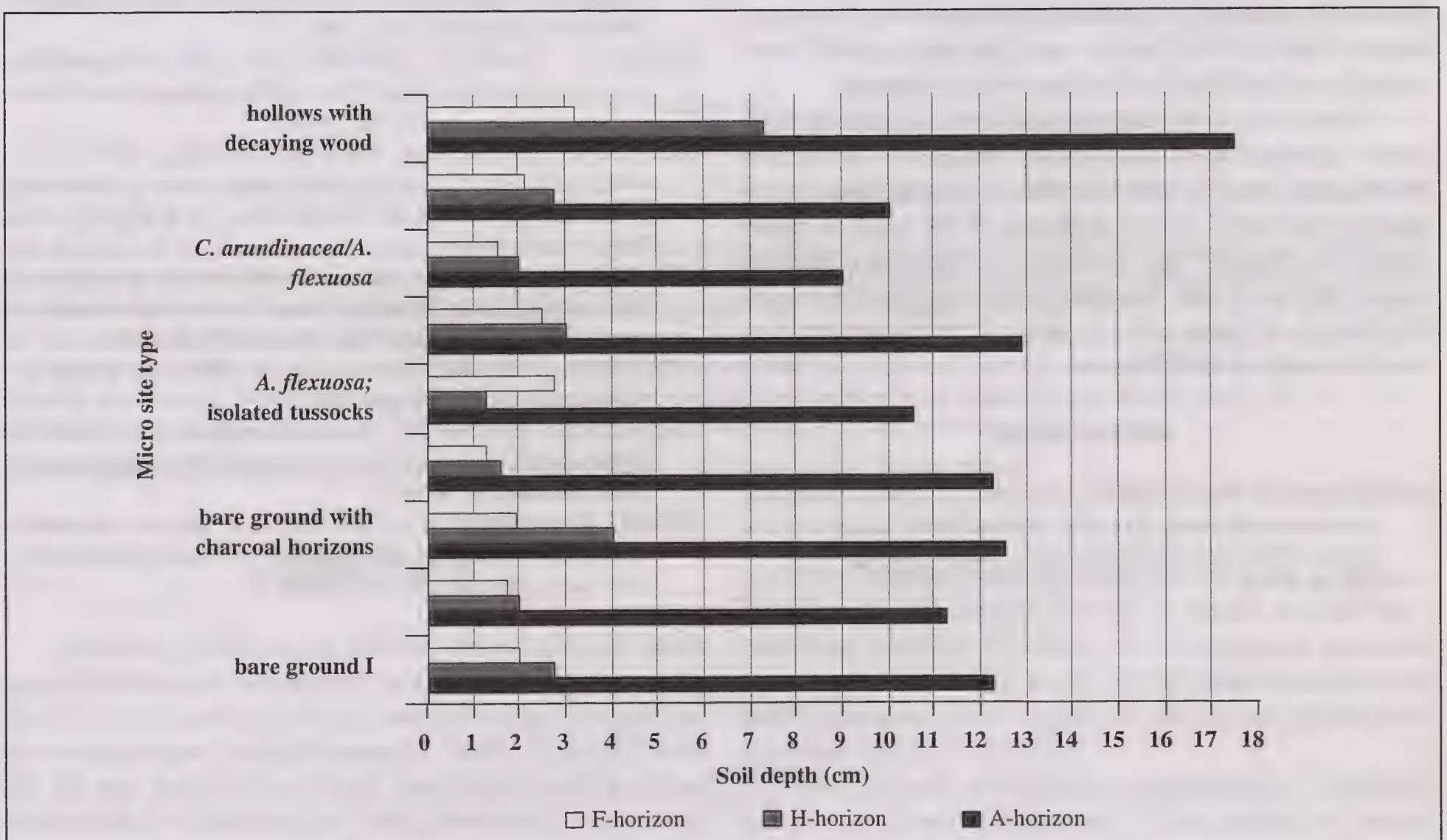


FIG. 4.– Mean depth of humus horizons, classified by micro-sites.
Profondeur moyenne des horizons d´humus, classés par micro-sites.

Source : MNHN

F- and H-horizons because of decaying *A. flexuosa* that composes entirely the F- and H-horizons. *A. flexuosa* proved to be a "humus consumer" by thinner F- and H-horizons at the *Avenella*-dominated MST's compared to MST's lacking ground vegetation ("nudum I", "nudum II", "nudum/charcoal", "hollows/decaying wood" and "accumulation"). The latter MST's also are characterized by higher abundance of fungal mycelia and unfavourable C/N-ratios.

The parameters for description of humus form set by KLINKA *et al.* (1981) proved to be well suitable to answer our questions. Sub-horizon differentiation (BABEL, 1975) is desireable for shortcut delineation of various ecological processes at managed forest stands. But C- and N-contents, base saturation, CEC, pH-value do not correspond to the sub-horizons in a statistically significant way. Base saturation, Corg, Ntot and C/N-ratio proved to differentiate master horizons significantly.

The variability of humus conditions offers distinct niches for different rooting and growth stategies of plants. Depth and time sequence of their root development vary at a small scale but correspond to humus characters. Thus micro-site types can be associated to different humus-building processes but also to time series of decomposition processes (BERNIER & PONGE, 1994).

The influence of dominant vegetation on decomposition processes can be different according to plant species. Effects of understory vegetation correspond to ecomorphological characters of plants, too. Besides, growth form strategies can be modified by micro-site characters.

Micro-site classification proved to be essential because more information on small-scale variations of humus-building processes is provided than by humus form typification alone. MST can be indicated in the field by rather simple descriptors like abundance of mycelia, horizon depth, total cover and dominant understory vegetation and distribution of humus forms, but is better interpreted by stratified analysis of C/N-ratio.

REFERENCES

ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG, 1982.– *Forstliche Standortsaufnahme. Begriffe, Definitionen, Einteilungen, Kennzeichnungen, Erläuterungen.* Landw. verlag, Münster-Hiltrup, 184 p.

BABEL, U., 1975.– *Micromorphology of soil organic matter. In: GIESEKING, J.E. (ed.) Soil components.* Vol. I. Organic components. Springer, New York: 369-473.

BERNIER, N., 1992.– *Modification de la forme d'humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude.* D.E.A. d'Écologie Générale et production Végétale. Univ. de Paris XI - Orsay. 43 p.

BERNIER, N., 1996.– Altitudinal changes in humus form dynamics in a spruce forest at the montane level. *Plant & Soil,* 178: 1-28.

BERNIER, N. & PONGE, J.-F., 1993.– Dynamique et stabilité des humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sci. Vie.,* 316: 647-651.

BERNIER, N. & PONGE, J.-F., 1994.– Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biol. Biochem.*, 26: 183-220.

BLUM, W.E.H., SPIEGEL, H., WENZEL, W.W., 1989.– *Bodenzustandsinventuren. Konzeption, Durchführung und Bewertung.* ÖBG Arbeitsgr. Bodenzustandsinventur, Wien, 95 p.

BRETHES, A., BRUN, J.J., JABIOL, B., PONGE, J.F., TOUTAIN, F., 1992.– *Humus Form Reference Base.* Référentiel Pédologique. INRA, Paris 17 p.

FINK, J., 1969.– Nomenklatur und Systematik der Bodentypen Österreichs. *Mitt. Österr. Bodenkundl. Ges.*, 13: 1-96.

GRIME, G.P., 1979.– *Plant strategies and vegetation processes.* Wiley & Sons, Chichester: 222 p.

KÄSTNER, A. & KARRER, G., 1995.– Übersicht der Wuchsformtypen als Grundlage für deren Erfassung in der "Flora von Österreich". *Fl. Austr. Novit.,* 3: 1-51.

KILIAN, W. & MAJER, C., 1990.– *Österreichische Waldboden-Zustandsinventur Anleitung zur Feldarbeit und Probenahme.* FBVA-Ber., Sonderh. 1990, 1-58.

KLINKA, K., WANG; Q., CARTER, R.E., 1990.– Relationships among humus forms, forest floor, nutrient properties and understory vegetation. *For. Sci.,* 36: 564-581.

KLINKA, K., GREEN, R.N., TROWBRIDGE, R.L., LOWE, L.E., 1981.– *Taxonomic classification of humus forms in ecosystems of British Columbia.* Land Manage. Rep., 8: 1-53, B. C. Min. For., Victoria, B. C.

MÖLLER, H., 1987.– Beziehungen zwischen Vegetation und Humuskörper in der Eilenriede (Hannover), einem Stadtwald mit menschlich beeinflußten Böden. *Tuexenia,* 7: 427-446.

SCHEFFER, F. SCHACHTSCHABEL, P., 1984.– *Lehrbuch der Bodenkunde.* Enke. Stuttgart. 442 p.

ZEZWITSCH, E. v., 1976.– Ansprachemerkmale terrestrischer Waldhumusformen des nordwestdeutschen Mittelgebirgsraumes. *Geol. Jb. Reihe* F7: 87-107.

ZHANG, Q. & LIANG, Y., 1995.– Effects of gap size on nutrient release from plant litter decomposition in a natural forest ecosystem. *Can J. For. Res.*, 25: 1627-1638.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 383-387

DEFINING THE PHYSIOLOGICAL AMPLITUDE OF ALPINE TREE SPECIES USING THE COMBINED NETWORK OF FOREST INVENTORY, SOIL AND METEOROLOGICAL DATA*

Manfred J. LEXER & Karl HÖNNINGER

Institute of Silviculture, Universität für Bodenkultur Wien
Peter-Jordanstraße 70, A-1190 Vienna, Austria.
(lexer@edv1.boku.ac.at).

SUMMARY
(review paper)

Conventional environmental response functions in forest succession models characterize the ecological amplitude of tree species rather than the physiological amplitude. To evaluate this hypothesis a methodology for the derivation of environmental response functions on the basis of the combined information of forest inventory, soil inventory and climate data is described. Response functions for the effect of temperature on tree growth for spruce and beech derived from such data are compared with functions actually used in succession models. It can be shown that response functions parameterized with observed tree growth data differ from the conventionally used equations and seem to describe the potential niche of tree species in a more appropriate way. Thus succession simulations utilizing conventional response functions might overestimate the extent of forest decline in a changing climate.

KEY WORDS: Succession model - Physiological amplitude - Potential niche - Spruce - Beech.

RÉSUMÉ
(article de synthèse)

DÉFINITION DE L'AMPLITUDE PHYSIOLOGIQUE D'ESSENCES ALPINES PAR L'UTILISATION D'UN RÉSEAU D'INVENTAIRE FORESTIER, DE SOL ET DE DONNÉES MÉTÉOROLOGIQUES.

Les fonctions de réponse conventionnelles pour les facteurs de l'environnement, utilisées dans les modèles de succession, caractérisent les amplitudes écologiques plutôt que physiologiques des essences. Cet article décrit l'obtention de fonctions de réponse plus adéquates sur la base de données intégrées de l'inventaire forestier autrichien, de l'inventaire des conditions édaphiques ainsi que de données du climat. Les fonctions de réponse concernent l'effet de la température sur la croissance de l'épicéa et du hêtre. Elles sont comparées avec les fonctions utilisées en général dans les modèles de succession. Il est montré que les fonctions paramétriques définies à partir de données d'inventaire forestier se distinguent des fonctions traditionnelles et décrivent mieux la niche potentielle des espèces pour la température. La conclusion est que les effets d'un changement de climat pourraient être surestimés en utilisant les fonctions de réponse traditionnelles.

MOTS CLÉS : Modèle de succession - Amplitude physiologique - Niche potentielle - Épicéa - Hêtre.

INTRODUCTION

Scenarios of a possible climate change focused much attention to the development of models which are capable to predict the possible effects of environmental changes on forest vegetation (HOUGHTON *et al.*, 1996). Especially useful for this purpose are forest succession models of the "gap-model"-type (BOTKIN, 1993; SHUGART, 1984). In a bottom-up approach these models are capable of predicting the development of a population of trees by integrating regeneration, growth and death of individual trees on small plots as a mixture of deterministic and stochastic processes. The core of such models consists of species specific environmental response functions. These equations transform the effects of explicitely modelled site factors such as water supply and temperature regime on growth and reproductive processes of individual trees.

Yearly growth of individuals is predicted by modifying the growth potential inherent to the particular species according to the explicitely formulated effects of environmental key factors. Following the concept given by BOTKIN *et al.* (1972) the environmental response functions

* Manuscrit reçu le 28 octobre 1996; version révisée acceptée pour publication le 12 novembre 1997.

Source : MNHN

are unimodale mathematical equations which are thought to characterize the physiological amplitude of a particular tree species. According to HUTCHINSON (1978) a limited number of environmental key factors is sufficient to characterize the "potential niche" for a species. In gap-succession models the effects of light, temperature regime and water supply are explicitely taken into account. The available light for an individual tree is primarily a function of the vegetation structure itself and for this reason not covered here.

The environmental response functions usually are derived from theoretical ecophysiological considerations and calibrated using overlays of species distribution maps and information on climate characteristics. It is assumed that the most extreme geographical location that a species is found to grow naturally corresponds well with the physiological limits of that particular species (CRAMER & PRENTICE, 1988). One of the problems with this approach is that species distribution maps are characterizing the ecological rather than the physiological amplitude of tree species. Thus the effect of interspecific competition and postglacial immigration history of tree species is implicitely incorporated in such response functions. Similarly Prentice and HELMISAARI (1991) conclude that "*a more detailed bioclimatic analysis of species distributions is necessary*".

OBJECTIVE

The objective of this paper is to present a methodology to derive environmental response functions for alpine tree species on the basis of empirical data from the Austrian Forest Inventory, the Austrian Forest Soil Monitoring System and meteorological data. Subsequently the so derived response functions for the effect of temperature for the species Picea abies and Fagus sylvatica are compared with the equations actually used in forest succession models.

MATERIAL AND METHODS

Due to the east-west striking mountain range of the Alps steep vertical and horizontal gradients for temperature regime and precipitation can be found within Austria. Along these gradients an index for the growth vitality (GVI) of tree species is related to site specific indices for the temperature regime and the water supply respectively. To accomplish this task a data base including information on vegetation and site characteristics as well as detailed climate data is needed. In the following chapters a short outline of the applied methodology to formulate the tree growth vitality index and the environmental indices as well as the derivation of the pertinent response functions is presented.

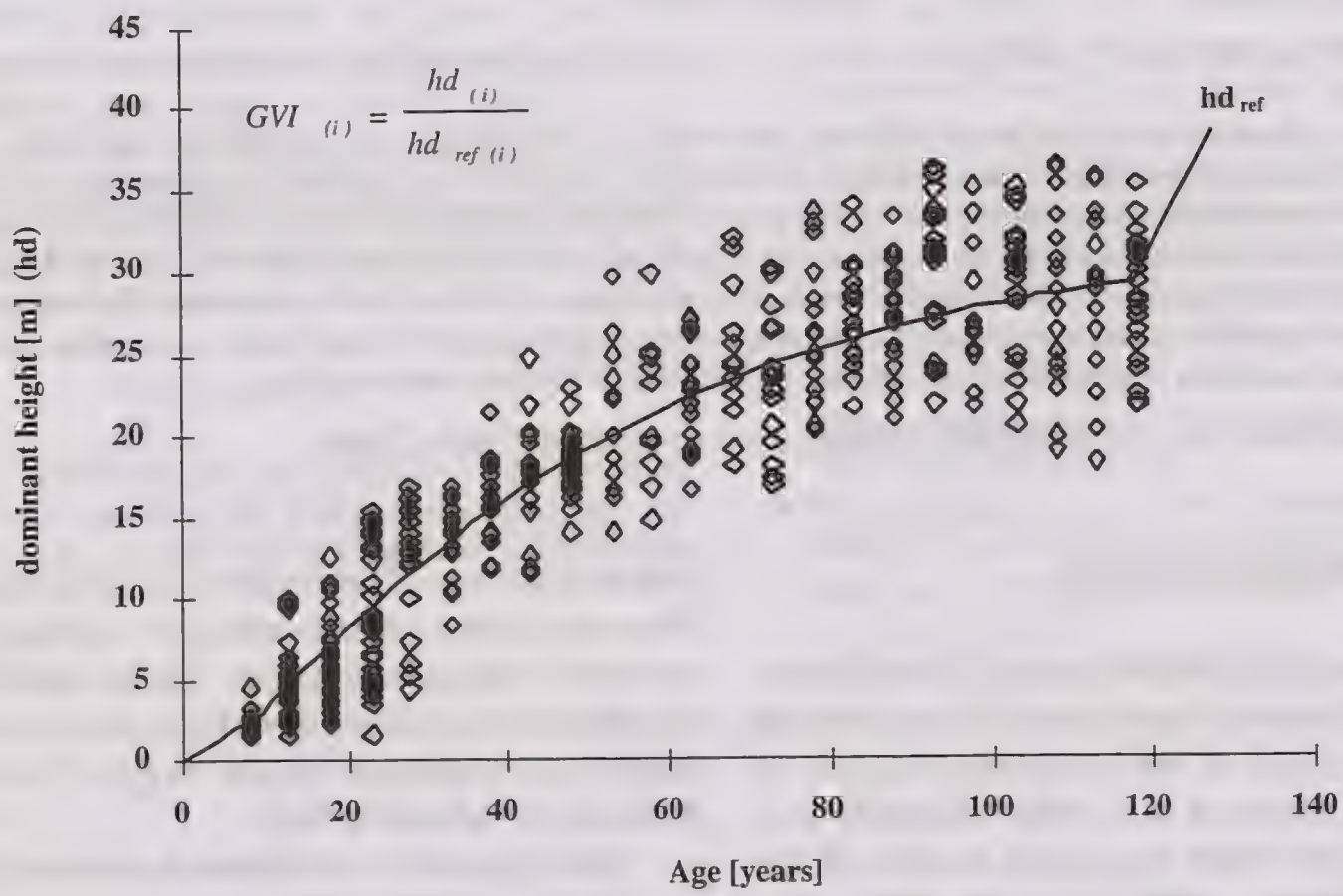


FIG. 1.– Derivation of the growth vitality index (GVI) from observed dominant height data. Data source: Austrian Forest Inventory (AFI).
Dérivation du "growth vitality index" (GVI) à partir des données de hauteur dominante mesurées. Source: AFI.

Source : MNHN

THE DATA BASE

A total of 8919 sample plots of the Austrian Forest Inventory (AFI) is used as the basis for further analysis. The plotwise inventory data included information on species´ dominant height, physiography and general soil characteristics (ANONYMUS, 1981). The soil data of the AFI consists mainly of categorized qualitative information. To increase the information content on soil characteristics for the forest inventory plots 514 sample plots of the Austrian Forest Soil Monitoring System (ENGLISCH *et al.,* 1991) were employed to calibrate probabilistic relationships between demanded variables and variables that are known for both the Austrian Forest Inventory and the Austrian Forest Soil Monitoring System (AFSMS). With these a priori relationships soil characteristics such as the depth of the mineral soil, the proportion of the coarse fraction of the soil, the field capacity of the fine fraction (d < 2,0 mm) and the organic carbon content of the most upper soil horizont were estimated for all 8919 inventory plots (Lexer and Hönninger, in review). In addition data from 187 weather stations with decennial monthly averages for temperature and precipitation were used to generate the climate for all inventory plots.

TREE GROWTH VITALITY INDEX

The species specific relative dominant heights (hd) at the forest inventory plots were used as an index of a species´ growth vitality. The biological rationale for choosing dominant height was the importance of attainable height in the interspecific competition for light, space and other site resources. In addition this growth parameter is known to be rather insensitive to silvicultural treatments (KRAMER & AKCA, 1987). For each tree species a 3-parameter Richards-equation was fitted to the inventory data as a reference height growth curve. These reference height growth curves were then used to scale the observed individual dominant heights (FIG. 1). To remove the inherent age trend in our data we related each individual dominant height (hd) to a species specific reference age (LEXER & HÖNNINGER, 1997). We assumed the relative dominant height to be a reliable indicator of a species´ growth vitality (GVI).

THE OPERATIONAL ENVIRONMENT

The environmental conditions relevant for the growth processes at the inventory plots have to be characterized in terms of temperature regime and water supply. We first stratified Austria into 53 spatial subunits according to the ecoregions of Austria (KILIAN *et al.,* 1994), topography and an isohyete map to homogenize climatic conditions for the following calculations. Using the data of 187 weather stations from the Austrian Hydrographic Service and the Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik (ZAMG) for every spatial subunit vertical (for temperature and precipitation) and horizontal (for precipitation) gradients were calculated. With GIS-supported techniques every inventory plot was related to the nearest weather station. Subsequently for every inventory plot a representative climate year was derived with reference to stand age and physiographic characteristics at the inventory plots. To accomplish this task species specific weighting factors for the decennial monthly averages of temperature and precipitation were derived from the reference height increment curves. We integrated the height increment curves over 10year-intervalls and used the resulting planes below the height increment curve as weights for the corresponding decennial monthly means of temperature and precipitation. The monthly values of temperature and precipitation for the representative climate year were then calculated as the weighted arithmetic means with respect to stand age at a particular inventory plot. According to this approach temperature and precipitation data from age periods with high increment rates were assigned higher weights. In that way the average life-history of the particular tree species was incorporated in the derivation of the representative climatic conditions. The final step in the generation of the plot and stand specific climate year was to modify the precipitation data by means of the vertical and horizontal gradients and the temperature data by means of the vertical gradient and a topographic modifier accounting for differences in temperature on slopes with different orientation and inclination. To quantify the water supply on the inventory plots representative site water balances were calculated. The potential evapotranspiration (PET) was computed from the temperature data of the representative climate year according to Thornthwaite and Mather (1957). To get an estimate of actual evapotranspiration (AET) PET was modified as a function of the soil water content and the soil texture type (sand, silt, clay). Thus the lower the water content for a specific soil texture class, the higher the reduction of PET and the higher the moisture deficit for the particular month. The relative moisture deficit during the growing season (period with temperatures above 5.5 °C) was used as an index for the water supply (eq. 1).

$$SMI = (PET - AET)/ PET \quad (1)$$

SMI = soil moisture index

The growing degree days above the treshold of 5.5 °C (GDD) were used to characterize the temperature regime.

ESTABLISHING RESPONSE FUNCTIONS FOR THE TREE GROWTH VITALITY INDEX

To derive environmental response functions as the link between cause (site factor) and effect (GVI) in a monocausal approach the growth vitality indices (GVI´s) of a

Source : MNHN

particular species are plotted against the pertinent environmental indices for the temperature and water regime. The scattergramms usually showed a more or less diffuse cloud. According to the theory of limiting factors we may expect that environmental factors such as GDD impose an upper ceiling on the response variable GVI without strongly influencing the distribution of the response variable below this ceiling. As the database covered a wide range of possible combinations of GVI and GDD we concluded, that an enveloping curve were characterizing the response of the variable GVI to the site factor GDD under the assumption that other factors were nonlimiting. To circumscribe the bivariate scattergramm with a mathematical function we divided the GDD - axis into vertical slices of equal width (THOMSON *et al.,* 1996). For each slice we calculated the "ceiling" by averaging the maximum 3 observations of the index GVI. Subsequently we fitted third order polynomials to the "ceiling"-points.

RESULTS

In this contribution the derived response functions for the site factor "growing degree days" (GDD) for the alpine tree species Picea abies and Fagus sylvatica are compared with the corresponding equations used in FORECE, a prominent forest succession model for Central Europe (KIENAST, 1987).

In FORECE - like in all other gap-models - a parabola is used to model the growth response of a species to the site factor "growing degree days". In this work a third order polynomial was used to account for a possible asymetrical shape of the response function. Figure 2 shows the corresponding functions from the model FORECE and the newly derived equations for Picea abies and Fagus sylvatica. The "colder" left hand side of the spruce graph coincides well with the known equations. The optimum value of GDD for spruce is lower than that of beech. This corresponds well with the literature (LARCHER, 1973). The difference in behaviour between spruce and beech with respect to the new formulations is much smaller than in FORECE. It was actually not possible to define the right hand "warm" side of the beech-function because of limited data. From out data we suggest that the optimum range in temperature of Fagus sylvatica might be reached at substantially lower values for GDD than in FORECE. According to the newly derived functions spruce would be able to grow under warmer climatic conditions than in FORECE. This is due to the fact that the forest inventory data base contains data on "secondary" spruce forests at low elevations outside the "natural" range of that species (ELLENBERG, 1986).

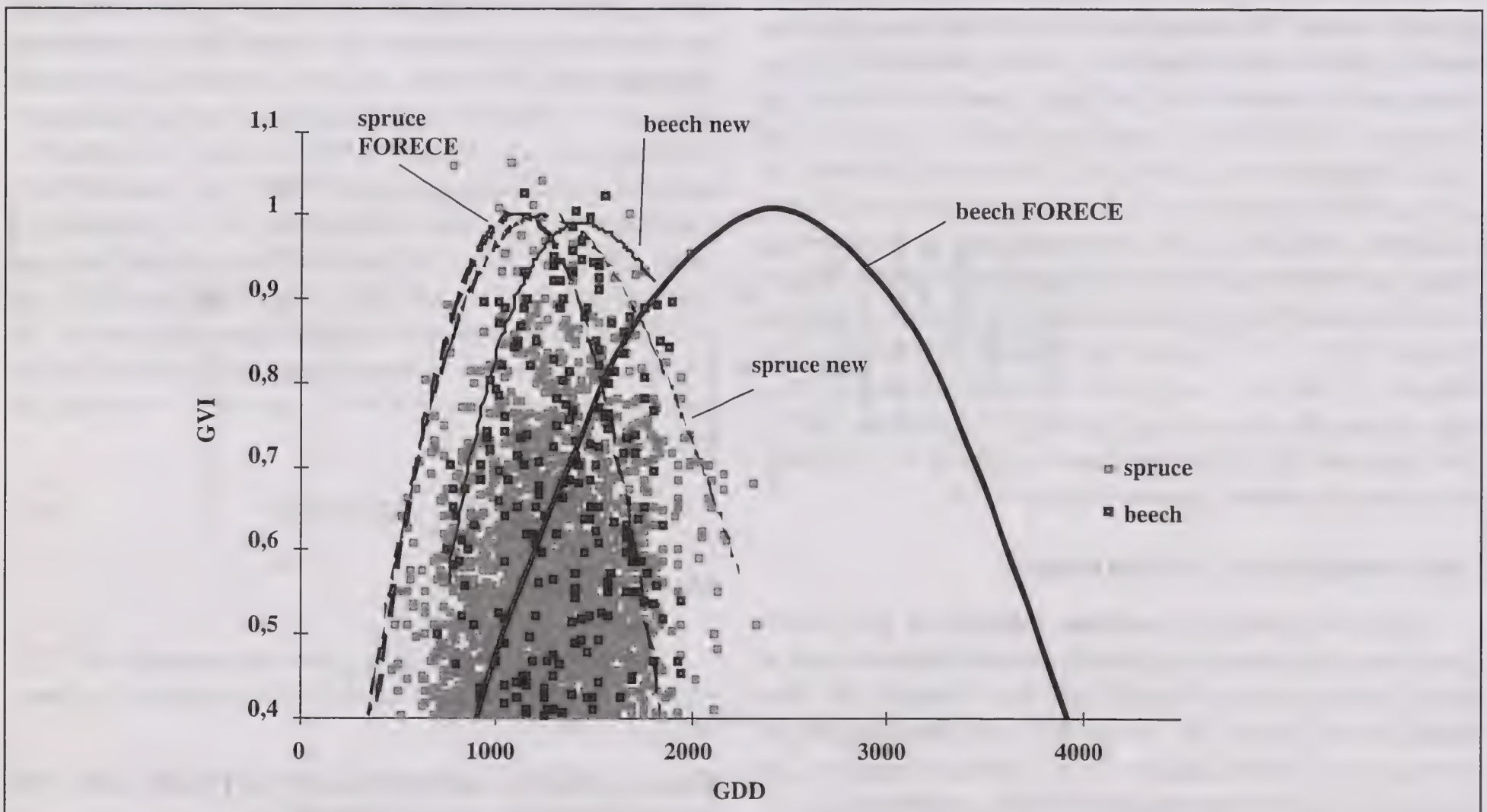


FIG. 2.– Comparison of temperature response functions for *Picea abies* and *Fagus sylvatica*.
Data source: Austrian Forest Inventory (AFI).

Comparaison de fonctions de réponse à la température pour Picea abies *et* Fagus sylvatica. *Source: AFI.*

Source : MNHN

CONCLUSIONS

Conventional gap-model environmental response functions seem to characterize the ecological amplitude - the realized niche - of tree species rather than their potential niche. To make climate response functions for gap succession models more reliable, the analysis of observed responses to environmental factors is needed. In this work it could be shown that response functions parameterized with the combined information from forest inventories, soil inventories and climate data can differ substantially from conventionally used formulations. These deviations had been expected (AUSTIN, 1992) and they appeared to be plausible. From that it is hypothesized that simulations from forest succession models might show the tendency to overestimate the extent of forest decline in a changing climate as predicted by various GCM-simulations. As a further step the new derived response functions will be tested in dynamic simulation studies.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was financially supported by a grant from the Austrian Federal Ministery for Agriculture and Forestry. Many thanks to Karel STOSZEK for discussions and to Stefan JEITLER for technical support.

REFERENCES

AUSTIN, M.P., 1992.– Modelling the environmental niche of plants: implications for plant community response to elevated CO_2-levels. *Australian Journal of Botany,* 40: 615-630.

BOTKIN, D.B., 1993.– *Forest dynamics. An ecological model.* Oxford University Press, 309 p.

BOTKIN, D.B., JANAK, J.-F. & WALLIS, J.R., 1972.– Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *J. Ecol.*, 60: 849-873.

CRAMER, W. & PRENTICE, I.C., 1988.– Simulation of regional soil moisture deficits on a European scale. *Norsk geogr. Tidsskr.,* 42: 149-151.

HOUGHTON, J. T., MEIRA FILHO, L. G., CALLANDER, B. A., HARRIS, N., KATTENBERG, A. & MASKELL, K. (eds.), 1996.– Climate Change 1995. The Science of Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.

HUTCHINSON, G.E., 1978.– *An introduction to population ecology.* Yale University Press, New Haven, Connecticut.

ELLENBERG, H., 1986.– *Die Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen.* 4.Auflage, Ulmer, 989 p.

ENGLISCH, M., KILIAN, W. & MUTSCH, F., 1991.– *Österreichische Waldbodenzustandsinventur.* Erste Ergebnisse. FBVA-Berichte Nr. 48, Forstliche Bundesversuchsanstalt Wien, 68 p.

LARCHER, W., 1973.– *Ökologie der Pflanzen.* Ulmer Verlag, 320 p.

KIENAST, F., 1987.– FORECE - *A forest succession model for southern central Europe.* Oak Ridge Nat. Lab., Oak Ridge, Tenn., ORNL/TM-10575.

KILIAN, W., MÜLLER, F. & STARLINGER, F., 1994.– *Die forstlichen Wuchsgebiete Österreichs.* FBVA Berichte, Nr. 82, FBVA Wien, 60 p.

KRAMER, H. & AKCA, A., 1987.– *Leitfaden für Dendrometrie und Bestandesinventur.* J.D. Sauerländer´s Verlag, Frankfurt am Main, 287 p.

LEXER, M.J. & HÖNNINGER, K., 1997.– On the definition of the physiological amplitude of alpine tree species in forest succession models. Soc. Am. For. Symposium Proceedings, *Systems Analysis in Forest Resources.* (in press).

LEXER, M.J. & HÖNNINGER, K., 1998.– Estimating physical soil parameters for sample plots of large scale forest inventories. (submitted to Forest Ecology and Management)

PRENTICE, I.C. & HELMISAARI, H., 1991.– Silvics of north European trees: Compilation, comparisons and implications for forest succession modelling. *For. Ecol. Manage.*, 42: 79-83.

SHUGART, H.H., 1984. *A theory of forest dynamics. The ecological implications of forest succession models.* Springer Verlag, 278 p.

THOMSON, J.D., WEIBLEIN, G., THOMSON, B.A., ALFARO & S., LEGENDRE, P. 1996.– Untangling multiple factors in spatial distributions: Lilies, gophers, and rocks. *Ecology,* 77(6):1698-1715.

THORNTHWAITE, C.W. & MATHER, J.R., 1957.– Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and the water balance. *Publ. Climatol.* 10: 183-311.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 389-392

OVERGROUND ANNUAL PRODUCTION AND BIOMASS OF OAK FORESTS IN THE BALKAN MOUNTAINS *

Mariana I. LJUBENOVA[1] & Ivan A. BONDEV[2]

[1]*Department.of Ecology, Sofia University "Kl.Ohridski", Dragan Tzankov blv.8, 1421 Sofia, Bulgaria.*
[2]*Institute of Botany, B.A.N "Academician G.Bonchev"bl.23, 1113 Sofia, Bulgaria*
(Alex_Chikalanov@insession.com)

SUMMARY
(original scientific paper)

Xerothermic forest phytocoenoses of four experimental plots in the Fore-Balkan mountains have been studied. The estimated mean reserves of the overground phytomass are 281.47 t/ha. The production of the communities are around the average value - 21.72 t/ha per year. The average intensity (0.013 g/dm² per day)of the productive process (from a region 1 to 4: 0.013; 0.018: 0.007 and 0.014 g/dm² per day) and the turnover of matter (α = 2.13; the 6 force) are within the ranges cited for deciduous associations (BASILEVICH, 1971). The studied communities are the rests of the regional potential vegetation and they have the great importance for the decision of the regional ecological problems. Though the forests are offshoot ones and occupy small areas, they still have a good functional parameters. The future investigations have to be connected with their converting into seed forests and the expansion of their areas.

KEY WORDS: Storey - Phytomass - Annual production - Intensity of biological turnover - Net assimilation - *Quercus frainetto Ten.*

RÉSUMÉ
(travail original)

LA PRODUCTION ÉPIGÉE ANNUELLE ET LA BIOMASSE DES FORETS DE CHENES DANS LES AVANT-BALKANS.
On a étudié des indices structuraux et fonctionnels de 4 phytocœnoses de forêts, situées à 300 m au-dessus du niveau de la mer dans l'ouest (1), le centre (2) et l'est (3,4) des Balkans, où dominent Quercus frainetto Ten. *avec* Q. cerris *L. Les réserves moyennes établies sont de 281,47 t/ha et la production moyenne 21,72 t/ha/an. L'assimilation nette est en moyenne de 0,013 g/dm² par jour, la plus élevée étant dans les régions 1 et 4 (0.013 ; 0.018 ; 0.007 et 0,014 g/dm² par jour). La circulation des substances est inhibée de niveau 6 (α = 2,13). Ces indices, la production et la biomasse annuelles, correspondent aux rĕsultats pour des associations forestières à feuilles caduques citées dans la littérature (BASILEVICH, 1971). Les sociétés observées sont restées de la végétation potentielle dans la région. Elles ont une signification importante pour la solution des problèmes écologiques régionaux. Bien que, les forêts soient en général issues de rejets et occupent les petites surfaces, elles ont de bons indices fonctionnels. Nos recherches futures doivent être dirigées vers les forêts de franc-pied et l'extension de leurs surfaces.*

MOTS CLÉS : Strate de végétation - Production annuelle - Intensité de circulation biologique - Assimilation nette - *Quercus frainetto Ten.*

OBJECT

Four experimental plots of xerothermic oak forests in the moderate continental climatic region have been studied. They are situated on 300 m over sea level in the Fore-Balkans. Plot 1 with 53 years old mixed forest of *Quercus frainetto Ten.* (80% from 808 trees/ha total number) and *Q. cerris L.* (LJUBENOVA, 1994) with $\bar{h}$ = 19 m, $\bar{d}$ = 17 cm and canopy 0,7 is in the western part; plot 2 - 43 years old mixed forest of *Q. cerris L. / 87.5% from 1340 trees per ha/* and *Q. frainetto Ten.* (LJUBENOVA, 1995) with $\bar{h}$ = 18 m, $\bar{d}$ = 18 cm and canopy 0,8 is in the central part and plots 3 and 4, consisting of 65 (876 trees/ha, $\bar{h}$ = 20 m, $\bar{d}$ = 20 cm and canopy 0,8) and 125 (446 trees/ha, $\bar{h}$ = 25 m, $\bar{d}$ = 25 cm and canopy 0,7) years old forests of *Q. frainetto Ten.* with single trees of *Q. cerris L.* are situated in the eastern parts. The forests in 1,2,3 plots are offshoot ones, only in plot 4 is seminal one. In most of the cases the terrain is level, only plot 1 faces east with a slope of 3-8°. The average annual temperature is 10.9-11.3 °C, and the annual sum of the rainfall for the three parts is respectively 615 mm, 688 mm and 578 mm. In summer there is dry spell in the western and central parts - 88 and 63

* Manuscrit reçu le 10 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 17 février 1997.

Source : MNHN

days and dry spell - 105 days and drought (72 days) - in the eastern part. The soils are district Planosols (NINOV, 1997).

METHODS

The studies were carried out between 1992-1995, the areas of the plots ranging between 0.25 ha (plots 2 and 3), 0.27 ha (plot 1) and 0.5 ha (plot 4) in accordance with the age of the trees and lay. The methodological instructions of MOLCHANOV (1967); RODIN (1968) and CHAPMAN (1976) have been applied for the estimation of the phytomass and the production. The net assimilation (A_n) of the tree layer was calculated using Gregory's formula An = $\frac{dM}{dt} \cdot \frac{1}{L}$ g/dm^2/day / where" $\frac{dM}{dt}$ " is the annual production of the tree layer and" L "is the leaves surface, calculated by the weight method of Nichiporovich (after VOROBYOV, 1967; LARHER, 1978). The released oxygen - after ODUM (1975), using the relation between the assimilated CO_2 and the secretioned O_2 without the respiration ($[CO_2] = 0{,}375[O_2]$; $1gCO_2 = 2g$ abs. dry phytomass). The litter-mulch coefficient (a = $\frac{mulchreserves(t)}{annuallitterfall(t)}$) - after VOROBYOV (1967). The mulch reserves was calculated by VOROBYOV (1967) and the annual litter fall - using ten litter catchers with 1m^2 each of them. The periodic growth of trunks and branches were calculated by stem analyses of the cut samples - using accordingly the complex V = $\sum S \cdot 2$ + v and simple V = S. l Huber's formula for each age (after ILIEV, 1980) and the weight content in kg/m^3, where " $\sum S$ " is the sum of the areas in the middle of the 2 meters trunk's sections; "v" is the content of the trunk top, calculated as the cone; "S" is the area in the middle of the branches and "l" is their length. We applied the method of model trees for 3 classes of the trunk thickness for each species. The weight data are for absolutely dry phytomass (drying 48 h at 85° C and or 105 °C only for the wood and bark) and they are underwent classical statistical processing, analysis of variance.

RESULTS

The studied phytocoenoses consist of 144 plants - 15 trees, 25 bushes, 105 herbs and 2 - mosses. Average 19.8% of them are found in all the four associations (In herb layer they are: *Brachypodum pinnatum* (L.) Beauv., *Dactylis glomerata* L., *Festuca heterophylla* Lam., *Poa nemoralis* (L.), *Carex cariophyllea* Latour., *C. cuspidata* Host.,

FIG. 1

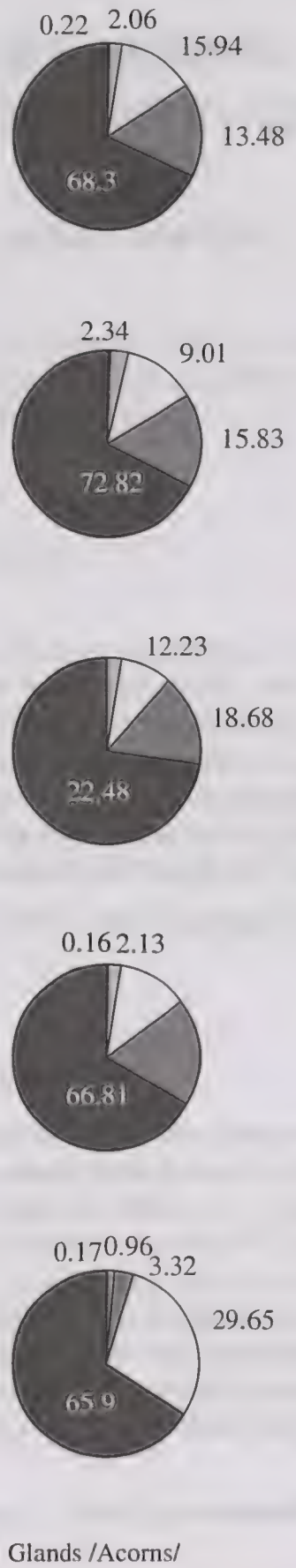
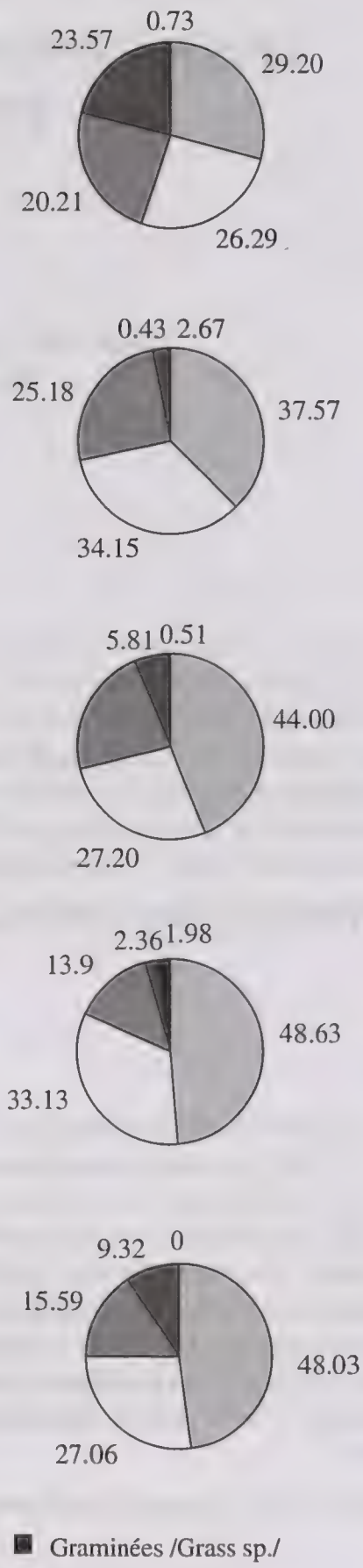


FIG. 2



Glands /Acorns/ — Graminées /Grass sp./
Feuilles /Leaves/ — Carex /Sedges/
Branches — Légumineuses /Legumes sp./
Ecorce /Bark/ Tiges /Trunks/ — Diverses herbes /Mixoherbosa/
Troncs /Wood/ Tiges /Trunks/ — Jeunes plants ligneux /Sprouts/

FIG. 1.– Tree layer's phytomass distribution in fraction (%).
Distribution de la phytomasse arborescente (%).

FIG. 2.– Herb layer's phytomass distribution in fraction (%).
Distribution de la phytomasse de la strate herbacée (%).

Source : MNHN

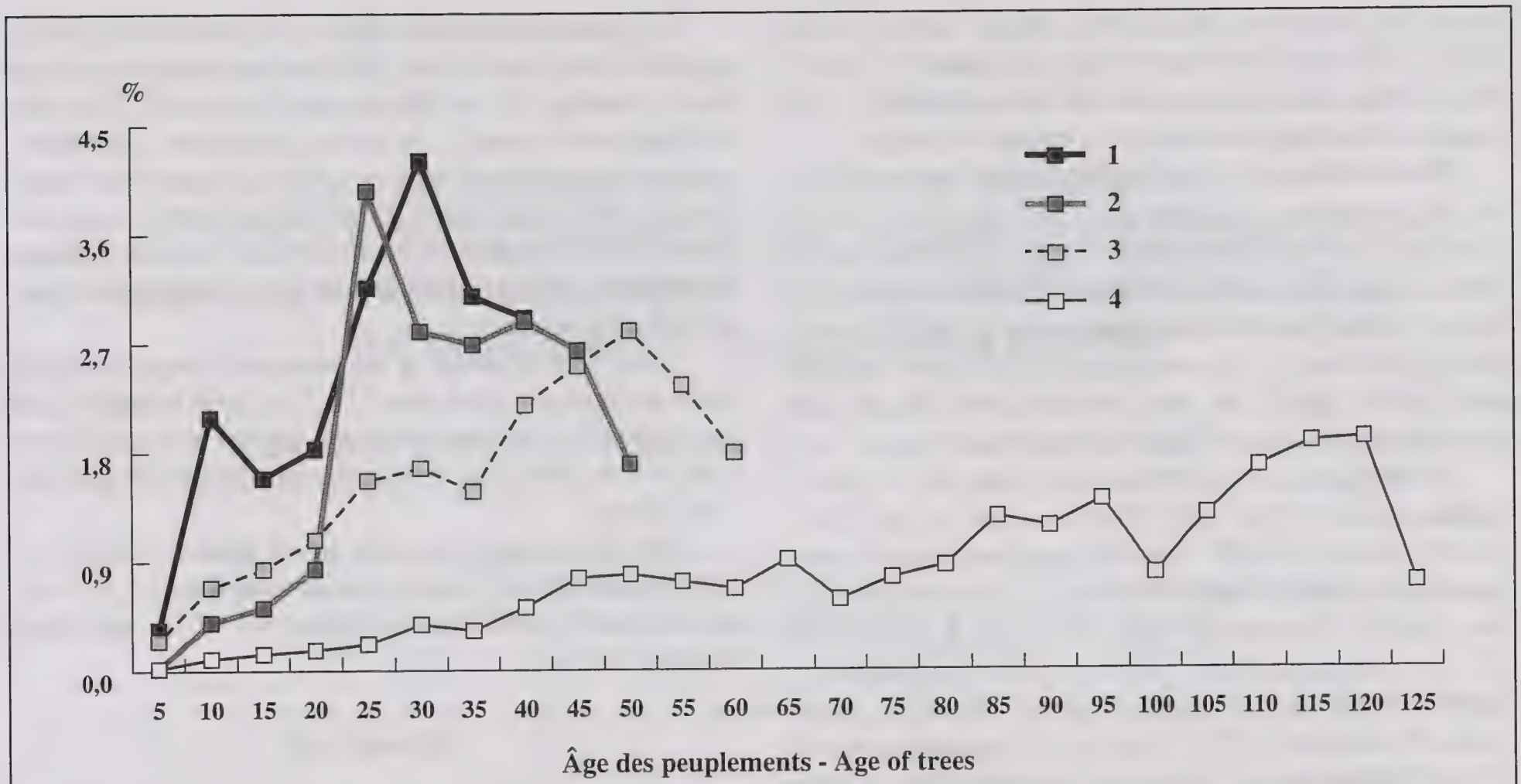


FIG. 3.– Average annual productions of a wood for periodes (%).
Accroissement moyen annuel du penplement en fonction de l'âge (%).

Lathyrus vernus (L.) Bernh. and *Calamintha grandiflora* (L.) Moench. *Euphorbia amygdaloides* L., *Fragaria viridis* Duch., *Galium apparine* L., *G. shultesii* Vest., *Geum urbanum* L., *Lamium purpureum* (L.) Desr., *Lychnis coronaria* (L.) Desv., *Silene viridiflora* L. and *Viola reichenbachiana* Jord. ex Boreau/. The cover of the herb layers is as follows: 5-20% (plot 1); 15-40% (plot 2) and 30% (plots 3 and 4). The bush layers are formed from 8 bush species and 13 growings up of tree species. About 25% of bushes (*Crataegus monogyna* Jacq., *Rosa canina* L.) and 38% of growings up (*Acer campestre* L., *Prunus cerasifera* Ehrh., *Quercus cerris* L., *Q. frainetto* Ten. and *Sorbus torminalis* (L.) Cr.) are found in all studied plots. The bush stories have a small cover (1-2%) except in plot 2/70%/.

The estimated average phytomass reserves are 281.47 t/ha and according the amount of phytomass reserves they range as follows: 2; 4; 3; 1 - 431.26; 341.95, 232.96 and 119.87 t/ha. The average contribution of the tree storey to the phytomass is 99.84%, ranging from 99.75% (2 plot) to 99.92% (4 plot); 0.06% of the bush storey (from 0.2 in plot 2 to 0% in plot 3 and 4) and 0.1% of the herb storey (from 0.17% in plot 3 to 0.05% in plot 2).

The fractional structure of the phytomass for the tree and herb storeys is presented in fig.1 and 2. A possible reason the fractions take different parts in the phytomass reserves of plots is that the studied communities are from different age classes, microclimate and degree of human influence are different too. For example the wood (aver. 68,3%) is from 65,9% (for the tree layer of plot 4) to 72,82% (for plot2); the bark (aver. 13,48%) is from 3,32% (plot4) to 18,68% (for plot 2); the branches (aver. 15,94) are from 9,04% (plot 2) to 29,65% (plot 4) and leaves (aver. 2,06%) are from 0,96% (plot 4) to 2,80% (plot 1). Although it can be seen that the part of the branches and bark fractions increases and the stem one decreases in the phytomass structure of plots in connection with increasing of the periods of dry spell and drought. The grass species and sedges (accord. 29,2% and 26,29%) dominates in the average herb storey phytomass. The phytomass of mixoherbosa (23,37%) and sprouts (20,21%) take a great part in the reserves as well. By plots it can be seen that when the part of sedges and grass species increases (from 39,82% and 28,29% for plots 1 and 2 to 81,81% and 75,09% for plots 3 and 4), the phytomass of sprouts decreases (from 25,18% and 44% to 2,36% and 9,32% for plots 3 and 4). The average overground annual production is 21,72 t/ha abs. dry phytomass and about 28,96 t/ha oxygen. The highest forest production is observed in plot 2 (42,165 t/ha) followed by that in plot 4 (21,720 t/ha) and plot 3 (14,889 t/ha). The wood accumulation is rather an irregular process, which is probably related to climatic regimes and anthropogenic influence. Absolute maxima are observed at forest age of 25 and 30 years (plots 1 and 2) and at 55 and 125 years (plots 3 and 4) - FIG. 3. On the whole it can be noted that wood is accumulated most intensively in

Source : MNHN

sprout phytoceonose, the average annual growth being 2.4%, 1.84% and 1.54% respectively for plots 2, 1 and 3, while in the seed phytocoenose the accumulation is more gradual and maxima are reached at greater forest age.

The established net assimilation in the tree storeys of the phytocœnoses investigated is on the average 0.013 g/dm^2 per day, i.e. it corresponds to the upper limit of the interval cited by LARHER (1978) for deciduous forests. It is highest for the tree storey of phytocoenose 2 (0.018 g/dm^2 per day), followed by phytocoenose 4 (0.014 g/dm^2 per day) and 1 (0.013 g/dm^2 per day) and it is lower for the tree storey of phytocoenose 3 -0.007 g/dm^2 per day.

The average reserves of the mulch in the phytocœnoses studied are 12.30 t/ha (from 8 t/ha in a plot 1 to 20.1 t/ha - plot 2). About 36.62% of them are annually recovered through the litter fall (4.51 t/ha; from 2.8 t/ha - plot 1 to 5.3 t/ha - plot 3). The average value of a being 2.13 (0.4; 4.0; 2.0; 2.15; accordingly for the plots 1-4). The turnover is inhibited referring to the sixth force (a = 1.6 - 5.0), on the scale of BASILEVICH (1971). This type of turnover is characteristic for the zone of deciduous forest associations. Only in plot 1 turnower is not typical for this type of communities because of human activities.

CONCLUSIONS

The established average reserves of overground phytomass 281.47 t/ha and net annual production 21.72 t/ha per year are higher than those obtained about similar 40-60 years old communities in the south of Bulgaria 167.8 t/ha and 13.4 t/ha/per year one chromic Luvisols.

The investigated forest communities refer to the 7th 150.1-300 t/ha; pl.1 and 3 and 8th 300.1-400 t/ha; pl. 2 and 4 forces according to the established reserves and- to the highly productive 15-50 t/ha per year and medium productive 6-15 t/ha per year forest association according to the 10 forces scales of BASILEVICH, 1971.

The net assimilation 0.013 g/dm^2 per day average and turnover force 6 obtained are within the ranges cited for deciduous forests (LARHER, 1978; BASILEVICH, 1971).

The phytomass structure and the average annual wood accumulation indicate a comparatively good condition of the offshoot ones and a seed forest investigated.

The forest associations studied are part of the potential vegetation in the belt of the hilly lowlands and the foothills on the average up to 500 m above sea level. They are affected most strongly by human activities. The antropogenic influence vast cutting of trees, pasture and recreation loading is the reason of the worsen seed recover, disappearance of species in bush and tree storeys, a further xerophyting of conditions as well as eventual worse functional forest parameters.

These forests which at the moment occupy the small areas accordingly 1 to 4 plots: 16.2 ha; 3200 ha and 9.7 ha/ are of great importance for improving the ecological environment, because of their recreational, anti-erosive and sanitary effects.

The future activities and investigations should be directed towards their preservation, transition to seed communities and gradual partial restoration of the territories occupied by them.

REFERENCES

BASILEVICH, N. & RODIN, I., 1971.– Productivity and turnover of the elements in potential and agricultural phytocenoces (by Russian investigations). *In*: *Biological productivity and turnover of the chemical elements in vegetation communities*. Nauka, L., 5-33.

VOROBYOV, D.V., 1967.– *Methods for topological wood studies.* Urojai, Kiev, 377.

ILIEV, A., DIMITROV, K., & BOGDANOV, 1980.– *Instructions on practice in forest taxation.* Zemizdat, 132.

LARHER, V., 1978.– *Plant Ecology*. Mir, M., 382.

LJUBENOVA, M., 1994. Investigation on some functional parameters of tree storey of ass. Q. frainetto Ten. + Q. cerris in the Western Balkans. *Annuaire de l'Universite de Sofia "St. Kliment Ohridski"*, 88 (4) : 11-18.

LJUBENOVA, M., 1995.– Investigation on some functional parameters of Quercus frainetto in the Central Fore-Balkans. Ecology, 4 : 218-227.

MOLCHANOV, A. & SMIRNOV, 1967.– Methods in the study of tree growth. *Nauka,* : 99.

ODUM, E., 1975.– *Basic Ecology.* M., 650.

RODIN, L.E., N.P., REMEZOV, N.L. & BAZILEVICH, 1968.– Methodological instructions in the study of dynamics and biological turnover in phytoceonoses. *Nauka* : 140.

CHAPMAN, S.B., 1976.– *Production ecology and nutrient budgets. In: Methods in plant ecology,* Blackwell scientific publications, New York, 157-229.

NINOV, N., 1997.– Soils. *In* : *Geography of Bulgaria. Physical geography. Socio-Economic geography*. Academic publishing house, Sofia : 225-257.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 393-398

LES MODES DE TRANSFERT DU CÉSIUM-137 À L'ÉCHELLE DE LA TOPOSÉQUENCE DANS LES ÉCOSYSTÈMES MONTAGNARDS : L'EXEMPLE DE LA VALLÉE DE LEVI ISKAR DANS LE MASSIF DE RILA (BULGARIE)*

Éric LUCOT[1], Didier KLEIN[2], Maria G. SOKOLOVSKA[3] & Pierre-Marie BADOT[1]

[1]Université de Franche-Comté, Institut des Sciences et Techniques de l'Environnement, Laboratoire de Sciences Végétales (EA 2280) - 2, Place Leclerc, F-25030 Besançon Cedex et 4, Place Tharradin, BP 427, F-25211 Montbéliard Cedex (eric.lucot@univ-fcomte.fr)

[2]Université de Franche-Comté, Institut des Sciences et Techniques de l'Environnement, Laboratoire de Métrologie des Interface Techniques - 4, Place Tharradin, BP 427, F-25211 Montbéliard Cedex.

[3]Académie des Sciences, Institut des Forêts, 132, Bd K. Ochridski - 1756 Sofia (Bulgarie).

SUMMARY
(original scientific paper)

PROCESS OF CESIUM-137 TRANSFERS ALONG TOPOSEQUENCES IN MOUNTAIN ECOSYSTEMS : THE CASE STUDY OF THE LEVI ISKAR VALLEYS OF RILA MOUNTAINS (BULGARIA).

Levi Iskar valley in Rila mountain (Bulgaria) was propected to quantify transfert rates of cesium-137 in a toposequence. Césium-137, exclusively anthropogenic, is a good tool to study matter transfer in ecosystems because of its adsorption on soil particles and incorporation in biological chain. The 6 studying sites are spreading along two opposite soils toposequences, between 1450 and 1600 m height. Samples were collected in each soil horizon organic and organo-mineral and in sediments of mountain stream. Results show that spatial variability of cesium contamination is related to the topographic position (slope), vegetation kind and humus thickness. Humus erosion is the most important way of cesium transfer in toposequence toward the rivers. Roadworks induce the main part of erosion in this valley. A specific cartography is necessary to study cesium transfer in watershed.

KEY WORDS: Cesium-137 - Ecosystem - Erosion - Radioactive contamination - Soil.

RÉSUMÉ
(travail original)

La vallée de Levi Iskar dans le massif de Rila (Bulgarie) a été prospectée afin de quantifier les transferts de césium-137 dans une toposéquence. Ce radioélément d'origine exclusivement anthropique, est un bon traceur des transferts dans les écosystèmes par son adsorption sur les particules du sol et son incorporation dans les chaînes alimentaires. Des échantillons ont été prélevés dans 6 stations réparties au long de deux toposéquences de sols d'exposition opposée entre 1450 et 1600 m d'altitude. Des prélèvements ont été effectués sur chacun des horizons des sols et dans les sédiments du torrent. Les dépôts de césium présentent une forte hétérogénéité spatiale, fonction de la position topographique, la pente, le type de végétation et l'épaisseur de l'humus. A l'échelle du bassin versant, le transport de particules (organiques) par érosion mécanique semble être la principale voie de transfert du césium, en partie accentué par les aménagements routiers. Une cartographie thématique devra être réalisée pour l'étude des transferts à l'échelle du bassin versant.

MOTS CLÉS : Écosystème - Césium-137 - Contamination radioactive - Érosion mécanique - Sol.

INTRODUCTION

Cette étude s'inscrit dans un ensemble de travaux visant à étudier les niveaux de contamination radioactive naturelle et artificielle et les voies de transfert des radioéléments dans les écosystèmes forestiers et aquatiques d'altitude, en Bulgarie et en France. Les travaux présentés ici ont été réalisés sur le massif de Rila en Bulgarie. Cette région a été assez fortement exposée aux contaminations radioactives de Tchernobyl.

* Manuscrit reçu le 15 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 1er décembre 1997.

***Ces travaux ont étéréalisés avec l'aide financière de l'Observatoire de l'environnement des Montagnes en Europe (Programme OM2), du Conseil Régional de Franche-Comté, du fond Européen de Développement Régional et du District Urbain du Pays de Montbéliard.*

Source : MNHN

FIG. 1.– Situation du massif de Rila.
Location of the Rila mountains in Bulgaria

Les transferts de césium-137 peuvent être envisagés à plusieurs échelles (ROSÉN *et al.,* 1995) : les transferts verticaux dans les sols, les transferts sol-plante, la redistribution entre les organes des plantes et les transferts à l'échelle de la toposéquence de sols. Les études sur le comportement du césium-137 vis-à-vis des constituants du sol (molécules humiques, argiles et oxyhydroxydes) montrent la complexité des processus d'échange de ce cation entre la matrice solide et la solution du sol (STAUNTON, 1994). Même si une partie du césium migre en solution, une proportion importante du dépôt initial est adsorbée sur la matière organique et les minéraux argileux (SHAND *et al.*, 1994, VIDAL & RAURET, 1995). Pour cette raison, les processus d'érosion de particules et/ou d'agrégats contribuent fortement aux transferts de ce radioélément le long des toposéquences.

Le césium-137 est actuellement utilisé pour quantifier les redistributions des matériaux pédologiques par érosion (PENNOCK *et al.,* 1995). Les nombreux facteurs qui influencent les transferts de cet élément : propriétés des argiles et de la matière organique, activité microbiologique, absorption racinaire et propriétés de la solution du sol, limitent la validité des mesures des taux d'érosion à partir des dosages de radiocésium (BREMER *et al.*, 1995 ; HIGGITT *et al.*, 1995). L'influence relative de ces facteurs doit être précisée dans la perspective de modélisation des transferts de radioéléments dans les écosystèmes et son intégration à l'échelle du bassin versant.

À partir de deux exemples de toposéquence représentatifs choisis dans la vallée de Levi Iskar, nos objectifs sont ici 1) d'établir un bilan de contamination en césium-137 dans différentes situations topographiques, 2) de déterminer l'intensité des processus actuels d'érosion mécanique et 3) d'estimer les quantités transférées en comparant les niveaux de contamination à l'érosion. Le niveau de contamination a été mis en relation avec les propriétés physico-chimiques de chaque horizon, la position topographique et l'intensité des processus d'érosion. Les quantités de césium redistribuées par érosion ont été calculées et les possibilités de cartographie de ces redistributions par érosion sont définies à partir des lois d'organisation spatiale des sols de ce massif.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

LE SITE

Le massif de Rila est situé dans le sud-ouest de la Bulgarie, à 80 km au sud-est de Sofia (FIG. 1). Ces montagnes reçoivent les masses d'air en provenance du bassin méditerranéen et celles provenant du nord, direction de Tchernobyl.

Le site étudié est localisé dans la partie inférieure de la vallée de Lévi Iskar à une altitude comprise entre 1 450 et 1 600 m. L'axe de la vallée est orienté nord-est sud-ouest.

Le transect présenté ici est situé sur un substrat géologique homogène de type granite paléozoïque qui se débite en éléments anguleux de toutes tailles. Sur les versants, la pente est voisine de 80 %. Des aménagements récents (5 ans) ont déstabilisé les sols de bas de pente et provoquent leur érosion vers le torrent.

LES SOLS

Les stations étudiées correspondent à trois positions topographiques (FIG. 2) : mi-pente, bas de pente et replat central de la vallée. Le bas de pente rive droite a fait l'objet de 2 profils correspondant à deux intensités d'érosion. Dans chaque station, les échantillons de chaque horizon ont été prélevés sur 3 profils distants de 1 m et mélangés. Le volume final est d'environ 1 000 cm^3. Les prélèvements ont été réalisés au milieu de chaque horizon ± 5 cm. L'intensité des processus d'érosion actuelle a été déterminée par comparaison des morphologies des profils érodés et non érodés. Les classes d'érosion accélérée sont indiquées d'après les indices morphologiques (LOZET & MATHIEU, 1997).

Les caractéristiques générales des sols étudiés sont regroupées dans le tableau I. Ils sont de texture limono-

TABLEAU I.– Caractéristiques générales des sols étudiés.
Main features of the studied soils.

Station	Sol	Position topographique	Érosion	Humus
1	Ranker	Mi-pente	modérée	Eumoder
2	Colluvial	Bas de pente	forte	Érodé
2'	Colluvial	Bas de pente	intense	Érodé
3	Colluvial brunifié	Replat	faible	Mull mésotrophe
4	Colluvial	Bas de pente	forte	Mull érodé
5	Ranker	Mi-pente	modérée	Dysmoder

Source : MNHN

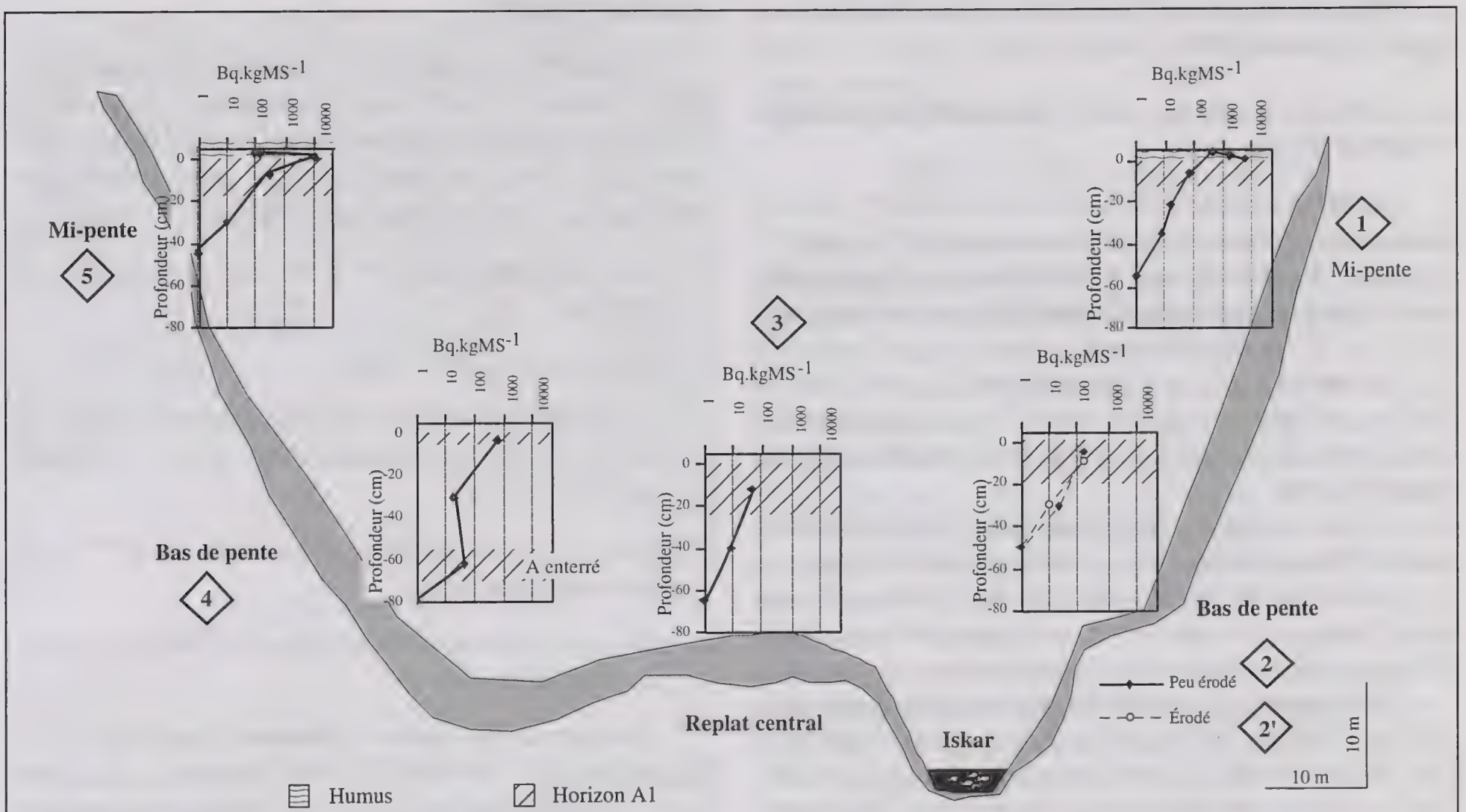


FIG. 2.– Représentation schématique des deux toposéquences étudiées dans la vallée de Lévi Iskar (Altitude 1450-1600 m).

Schematic representation of the studied toposequences in the Levi Iskar valley (altitudeswere ranged between 1450 and 1600 m).

sableuse et leur fonctionnement les rattache aux sol humifères désaturés et aux sols d'apport brunifiés. Le taux d'éléments grossiers ne dépasse pas 30 % (V).

LA VÉGÉTATION

Les espèces dominantes sont l'épicéa et le pin sylvestre, accompagnés de quelques poacées. L'épicéa est majoritaire sur les sols stables (n° 1 et 5) avec une densité forte, tandis que les proportions sont équilibrées avec une densité faible et irrégulière sur la zone érodée (stations 2, 2' et 4). La station sur le replat (3) présente une végétation de type pré-bois à base d'épicéa.

MESURES DE L'ACTIVITÉ EN CÉSIUM-137

Les mesures ont été effectuées sur des échantillons séchés à l'étuve à 65° pendant 3 jours et tamisés à 2 mm.

L'activité a été déterminée à l'aide d'un spectromètre gamma (Intertechnique - Eurisys Mesures) sur des cellules de 8,75 cm^2 (KLEIN *et al.*, 1993). Les échantillons ont été analysés sur des durées d'acquisition comprises entre 3 000 et 42 000 s. Les incertitudes relatives sont inférieures à 10 %. Les résultats sont exprimés en Becquerels par kg de matière sèche (Bq.kg MS^{-1}) et en Bq par m^2 (Bq.m^{-2}). Les stocks de césium ont été calculés à partir des mesures de densité apparente du sol et l'épaisseur de chaque horizon, jusqu'à l'interface sol-roche.

RÉSULTATS

ACTIVITÉ EN CÉSIUM-137, MORPHOLOGIE DU PROFIL ET POSITION TOPOGRAPHIQUE

Les activités les plus élevées sont mesurées dans les sols de mi-pente (n° 1 et 5) au niveau de la couche Oh de l'humus (FIG. 2). Elles dépassent 12 000 Bq.kg MS^{-1} dans la couche Oh de la station 5. L'activité est 40 à 80 fois plus faibles dans l'horizon A1 (0-15/20 cm) et elle devient négligeable à partir de 30 cm de profondeur (horizons B et BC).

L'humus des sols de bas de pente (2, 2' et 4) étant très érodé, les profils de césium ne comportent que des mesures dans les horizons organo-minéraux. Les activités mesurées dans les horizons A1 sont deux fois plus élevées que celles mesurées à mi-pente. L'activité décroît fortement avec la profondeur et les horizons BC ne sont quasiment pas contaminés.

Source : MNHN

Sur le replat central, l'activité est la plus faible du transect (< 100 Bq.kg MS^{-1}).

ACTIVITÉ EN CÉSIUM-137 ET PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES (Fig. 3)

Les pH des sols sont compris entre 4,6 et 5,9 ; celui des humus varie entre 4,2 (profil 5, mi-pente) et 5,8 (profil 1, mi-pente). Les sols érodés présentent un profil particulier, avec une augmentation du pH dans l'horizon intermédiaire, situé vers 30 cm de profondeur.

Les taux d'argile les plus élevés sont mesurés dans les horizons A1, avec un maximum de 17 % sur le replat central (profil 3) et un minimum de 4 % pour les profils du versant gauche (4 et 5).

Le taux de carbone organique indique un fonctionnement différent des deux humus moder. La teneur décroît de la couche f à la couche h dans l'humus le moins acide, tandis qu'il augmente dans l'autre cas. Ceci traduit une activité biologique plus efficace dans le premier cas.

Globalement, les propriétés physico-chimiques de ces sols montrent des différences marquées qui ne s'expriment pas dans les profils de teneur en césium-137. Aucune relation n'a pu être calculée entre la contamination et les caractéristiques analytiques.

SPATIALISATION

La répartition spatiale des sols dans la toposéquence rive droite (stations 1, 2 et 2') est représentée sur la figure 4. Elle a été tracée à partir des levers de terrain et d'une photographie prise depuis le versant opposé. La zone cartographiée représente environ 1 ha. Elle peut être subdivisée en 5 unités :

- une unité non érodée (sol n° 1) avec la végétation climacique,
- une unité de sol n° 1 érodé,
- une unité de sol colluvial moyennement érodé sur lequel se maintiennent encore des îlots de végétation initiale (sol n° 2),
- une unité de sol colluvial très mobile (sol n° 2') avec une végétation éparse,
- une unité regroupant des rochers mis à nu par le torrent et le déblai du chemin.

Chacune de ces unités représente respectivement 40, 25, 5, 20 et 10 % de la surface totale observée, soit un total de 55 % de la surface qui est en cours d'érosion ou complètement érodée.

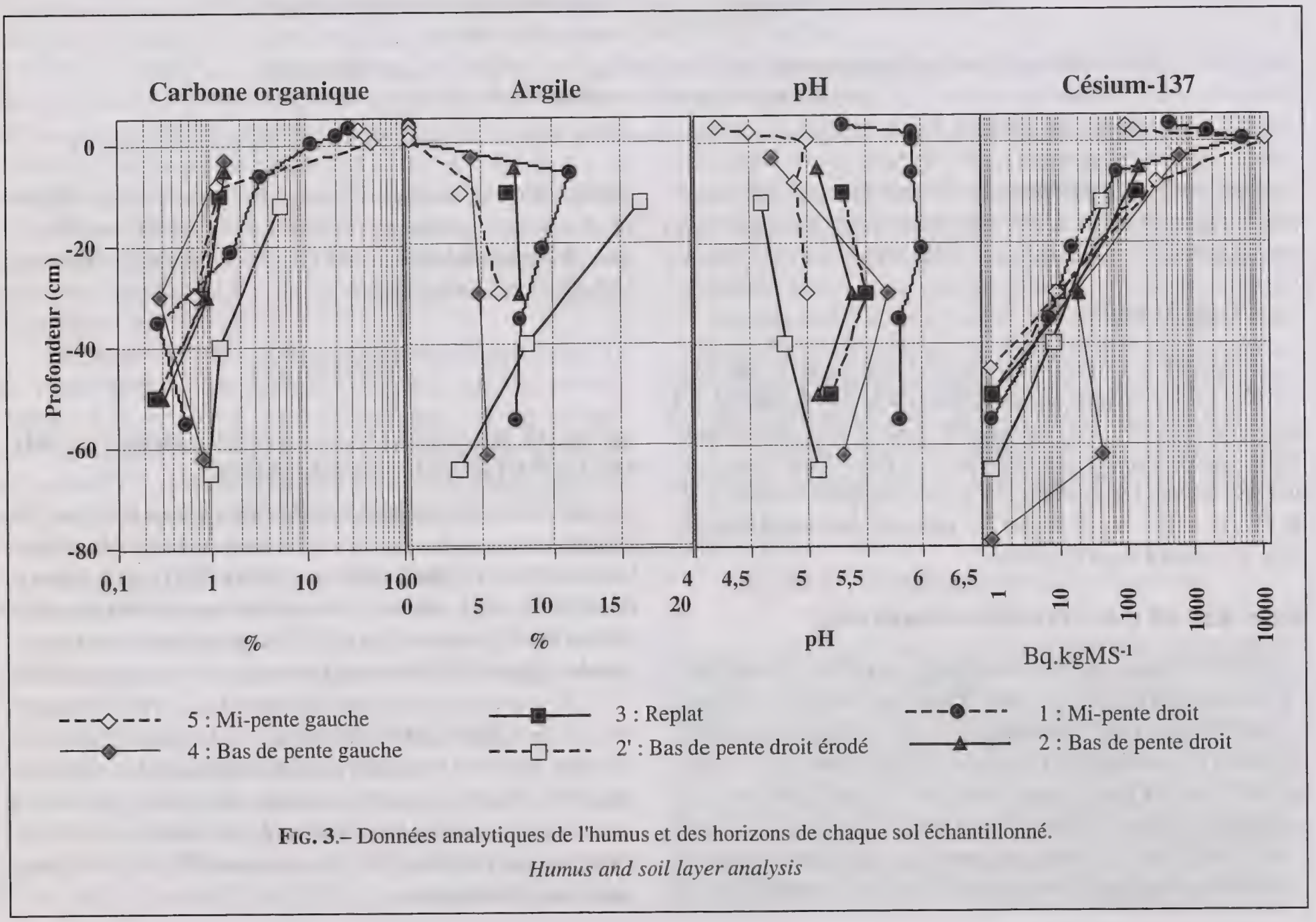


FIG. 3.– Données analytiques de l'humus et des horizons de chaque sol échantillonné.

Humus and soil layer analysis

Source : MNHN

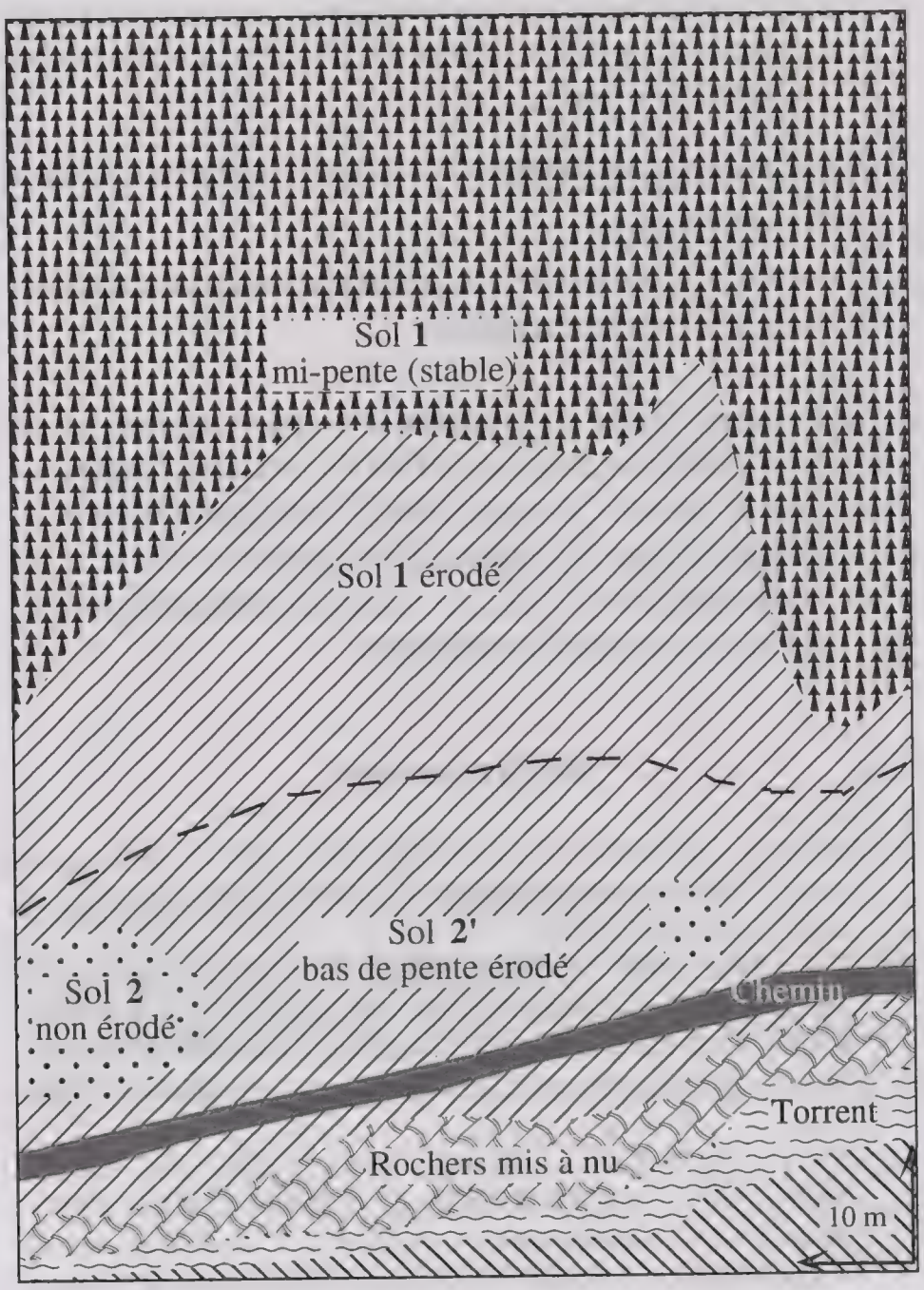


FIG. 4.– Distribution spatiale des types de sols échantillonnés sur la rivedroite (vue perpendiculaire à la pente).

Spatial distribution of sampled soils located on the right bank.

QUANTIFICATION DE LA REDISTRIBUTION DE CÉSIUM PAR ÉROSION

Sur la toposéquence droite, l'observation du front d'érosion, qui semble très actif, montre que les sols érodés ont perdu 10 à 30 cm d'épaisseur de matériaux organo-minéraux, sans compter l'humus dont l'épaisseur varie entre 5 et 7 cm. Ceci représente un volume minimum de 570 m^3 de sol pour 100 m. linéaires de torrent.

Le sol n° 1 non érodé retient 43 800 $Bq.m^{-2}$ alors que cette valeur ne dépasse pas 21 600 $Bq.m^{-2}$ pour les sols érodés (FIG. 5). Dans l'unité de sol n° 1 érodé qui représente 25 % de la surface de la zone étudiée, 22 200 $Bq.m^{-2}$ ont été transférés de la pente vers les écosystèmes aquatiques. Ceci représente pour cette toposéquence un minimum de 55,3 MBq pour 100 m. linéaire de torrent, auxquels il faut ajouter les éléments érodés des sols de bas de pente dont la contamination initiale n'est pas connue.

Sur la toposéquence gauche, l'érosion est naturelle et plus localisée. L'ensemble des observations effectué sur ce site montre que les processus d'érosion sont actuellement très actifs et assez récents, ayant pour origine les aménagements d'accès.

DISCUSSION - CONCLUSIONS

Les sols de la vallée de Lévi Iskar sont fortement contaminés en césium-137, en comparaison avec les mesures effectuées avec un mode d'échantillonnage identique dans l'est de la France (résultats non publiés).

Dans le transect étudié, les humus de type moder montrent une activité très élevée. En accord avec SHAND *et al.* (1994), la rétention s'effectue principalement sur les molécules humiques stabilisées dans la couche Oh. Malgré une incorporation profonde de matière organique, les horizons organo-minéraux sont relativement peu contaminés. Le faible taux de transfert vertical du césium peut être relié à la faible dynamique d'incorporation des composés humiques sur lesquels est adsorbé le césium. Des mesures complémentaires sont en cours, concernant la biodisponiblité de cet élément.

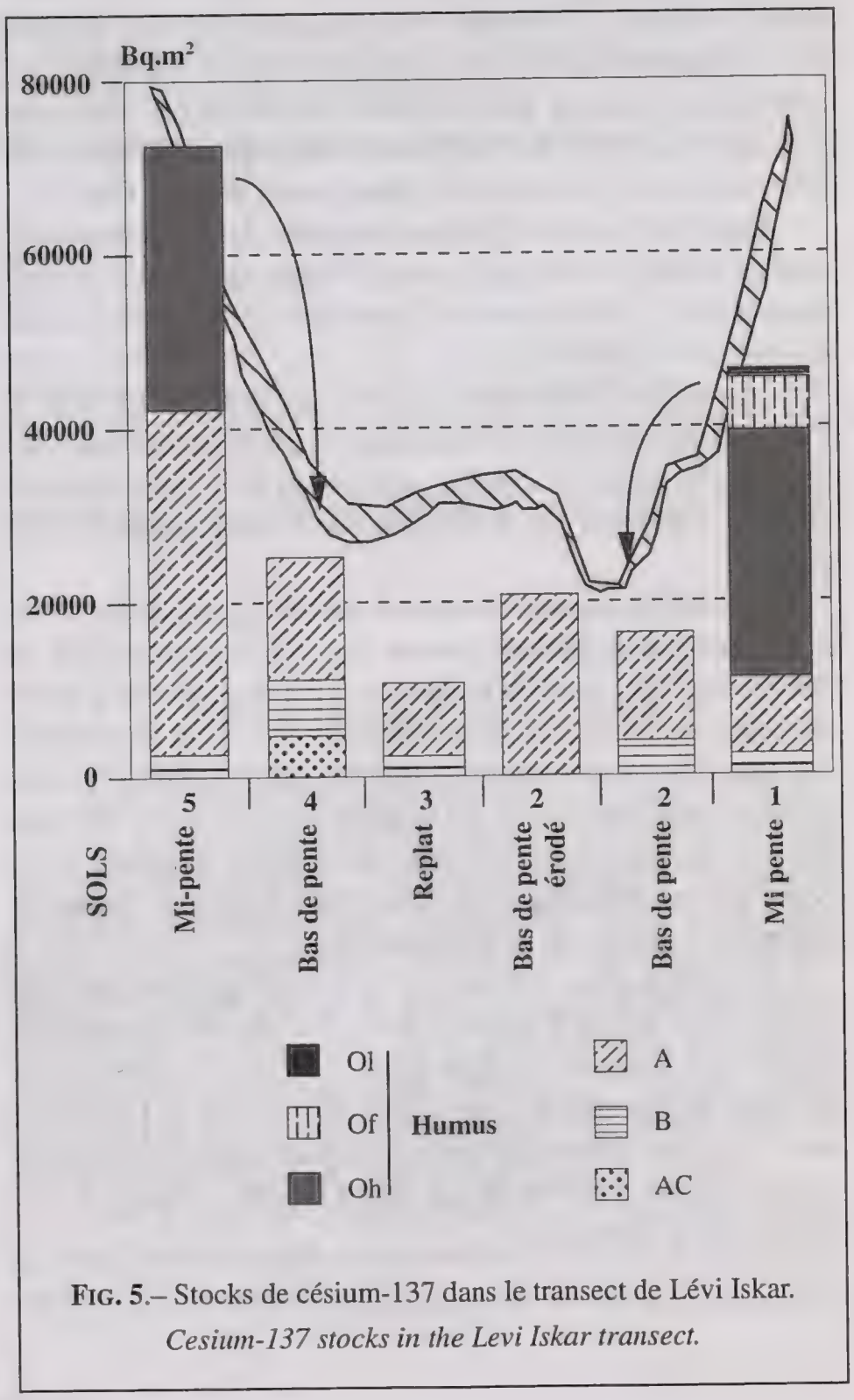


FIG. 5.– Stocks de césium-137 dans le transect de Lévi Iskar.

Cesium-137 stocks in the Levi Iskar transect.

Source : MNHN

Le profil de césium du sol n° 1 est très proche de celui présenté par LUCOT *et al.* (1995), bien que prélevé à une altitude plus basse. Les analyses en cours indiquent aussi une assez bonne homogénéité des dépôts de césium dans cette vallée. L'hétérogénéité des dépôts n'est donc pas à l'origine des variations mesurées au long des toposéquences étudiées.

L'érosion des horizons de surface et surtout de l'horizon organique induit un transfert très important de césium-137 vers les écosystèmes aquatiques. Les activités mesurées dans les sols de bas de pente sont d'autant plus fortes que le sol situé plus haut dans la toposéquence est contaminé (comparaison des profils 2 et 4). Les sols de bas de pente retiennent moins de la moitié de l'apport de césium en provenance de mi-pente. Ceci peut s'expliquer par la forte érosion des particules organiques et par le faible taux de minéraux argileux des sols étudiés ici, comme l'ont montré SHAND *et al.* (1994) et VIDAL & RAURET (1995).

La comparaison des contaminations en césium exprimées en $Bq.kgMS^{-1}$ (FIG. 3) et celles exprimées en $Bq.m^{-2}$ (FIG. 5) montre l'intérêt de cette dernière unité pour quantifier la contamination en fonction de la morphologie du profil : les profils de concentration en césium des différents sols sont similaires dans la figure 3, alors que les stocks sont très variables en fonction des processus d'érosion (FIG. 5).

L'activité la plus élevée est mesurée dans l'horizon AC enterré du sol 4, alors que le taux d'argile est quasi uniforme pour le profil. Ceci conforte l'hypothèse d'une rétension sur les particules humifères.

Les pentes fortes des versants de cette vallée sont à l'origine de processus d'entraînement de particules qui peuvent être localement intenses. Au niveau de la toposéquence étudiée, l'érosion est accentuée par l'aménagement d'un chemin.

Les activités mesurées dans le torrent qui reçoit les matériaux érodés sont élevées pour un système aquatique (plus de 200 $Bq.kg\ MS^{-1}$ dans les sédiments et les Bryophytes d'après DEGIORGI *et al.*, non publié). Mais en raison de la diversité des sites d'érosion (éboulis de toutes granulométries, ruissellements, aménagements), les relations entre la contamination des milieux aquatiques et celle des milieux terrestres adjacents doivent être analysées à l'échelle du bassin versant et non pas à l'échelle de la toposéquence.

La démarche conduisant à la cartographie de ces zones à fort risque d'érosion devra prendre en compte non seulement les lois de répartition des sols basées sur la position topographique, la valeur de la pente et l'altitude, mais aussi les aménagements. La vallée peut être subdivisée en unités fonctionnelles définies par l'intensité des transferts de césium :

- unités à faible risque de transfert : les sols de pente stables avec un humus épais, les éboulis stabilisés et les sols de bas de pente,
- unités à risque moyen : les éboulis mobiles, les sols alluviaux,
- unités à risque élevé : les sols de pente érodés, les sols alluvio-colluviaux mobiles.

Un complément d'inventaire des types stations et de toposéquences permettra de définir le modèle d'organisation spatiale des sols de cette vallée. Un tel modèle permettra de tracer la carte des unités pédologiques et d'établir un zonage des transferts d'eau, de matériaux pédologiques et de polluants, base de la modélisation.

BIBLIOGRAPHIE

BREMER, E., DE JONG, E. & JANZEN, H.H., 1995.– Difficulties in using 137Cs to measure erosion in stubble-mulched soil. *Can. J. Soil Sci.*, 75 : 357-359.

HIGGITT, D.L., 1995.– Quantify erosion rates from caesium-137 measurements : a comment on ELLIOTT and COLE-CLARK (1993) : Estimates of erosion on potato lands on krasnosems at Dorrigo, N.S.W. using the caesium technique. *Aust. J. Soil Res.*, 33 : 709-714.

KLEIN, D., SIMEREY, J., BROQUET, C., BEGEY, C., CHAUMONT, J.P., CHAMBAUDET, A. & BADOT, P.M., 1993.– *Mesure de la contamination en césium 137 dans la région de Franche-Comté.* Journées Nationales de Spectrométrie Gamma, Saint-Rémy de Chevreuse.

LUCOT, E., SOKOLOVSKA, M., KLEIN, D. & BADOT, P.M., 1995.– Les écosystèmes forestiers du massif de Rila : état sanitaire des peuplements et caractérisation édaphique. *Observatoire des montagnes de Moussala OM2*, éd. Institut de Recherche Nucléaire et de l'Energie Nucléaire, Sofia, 3 : 177-189.

LOZET, J. & MATHIEU, C., 1997.– *Dictionnaire de Science du Sol.* éd. Lavoisier, 488 p.

PENNOCK, D.J., LEMMEN, D.S. & DE JONG, E., 1995.– Cesium-137-measured erosion rates for soils of five parent-material groups in southwestern Saskatchewan. *Can. J. Soil Sci.*, 75 : 205-210.

ROSEN, K., ANDERSSON, I. & LÖNSJÖ, H., 1995.– Transfer of radiocaesium from soil to vegetation and to granzing lambs in a mountain area in northern Sweden. *J. Environ. Radioactivity*, 26 : 237-257.

SHAND, C.A., CHESHIRE, M.V. & SMITH, S., 1994.– Distribution of radiocaesium in organic soils. *J. Environ. Radioactivity,* 23 : 285-302.

STAUNTON, S., 1994.– Adsorption of radiocaesium on various soils : interpretation and consequences of the effects of soil : solution ratio and solution composition on the distribution coefficient. *European Journal of Soil Science*, 45 : 409-418.

VIDAL, M. & RAURET, G., 1995.– Use of sequential extractions to study radionuclide behaviour in mineral and organic soils. *Quimica analitica*, 14 : 102-107.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 399-402

TOLÉRANCE DU FRÊNE COMMUN (*FRAXINUS EXCELSIOR* L.) À LA SÉCHERESSE*

Jean-Paul PELTIER & Gérard MARIGO

Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier, BP 53, F-38041 Grenoble Cedex 9 France.
(jean-paul.peltier@ujf-grenoble.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

WATER-STRESS TOLERANCE OF FRAXINUS EXCELSIOR *L.*
Fraxinus excelsior *is a mesophilic species which can support strong water deficit. Drought tolerance in ash tree is related to a decrease of osmotic potential (osmotic adjustment) but also to an increase of the elastic modulus (elastic adjustement). The first mechanism is involved in the maintenance of the turgor pressure, the second is thought to facilitate continued water uptake from drying soils.*

KEY WORDS: *Fraxinus excelsior* - Ash - Water stress - Osmotic and elastic adjustments - Pressure volume curves - Malate - Mannitol.

RÉSUMÉ
(travail original)

Le frêne est une espèce mésophile qui peut supporter un fort déficit hydrique. La tolérance du frêne à la sécheresse est liée d'une part à la baisse du potentiel osmotique (ajustement osmotique) et d'autre part à l'augmentation du module d'élasticité (ajustement élastique). Le premier mécanisme participe au maintien de la turgescence cellulaire, le second semble plus particulièrement impliqué dans la phase d'absorption de l'eau à partir du sol.

MOTS CLÉS : *Fraxinus excelsior* - Frêne - Stress hydrique - Ajustements osmotique et élastique - Courbes pression-volume - Malate - Mannitol.

INTRODUCTION

Le Frêne commun (*Fraxinus excelsior* L.) fait partie des feuillus précieux que l'on songe à valoriser, mais il a l'inconvénient d'avoir de gros besoins en eau pour effectuer sa croissance (AUSSENAC & LÉVY, 1992). Dans les Alpes nord-occidentales, le frêne se rencontre dans les forêts alluviales à nappe phréatique peu profonde, mais aussi en moyenne montagne où il est installé sur des sols peu épais, régulièrement soumis à la sécheresse estivale.

Le présent travail fait le point de nos connaissances sur la tolérance du frêne à la sécheresse. Les résultats présentés proviennent d'expérimentations conduites depuis 1988 sur des frênes adultes, mais également sur des jeunes plants âgés de 3 et 5 ans.

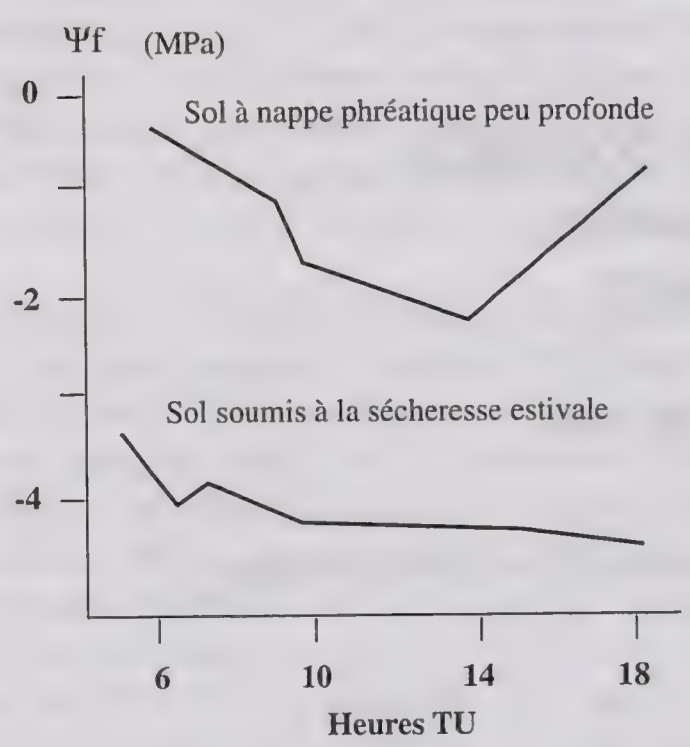
RÉGULATION STOMATIQUE

Dans la plaine alluviale le frêne a une transpiration élevée une grande partie de la journée (FIG. 1). Il ne la contrôle qu'en fin d'après-midi, la fermeture stomatique coïncidant alors avec la diminution de l'éclairement. L'aptitude du frêne à transpirer intensément est pour une part liée à une conductance stomatique maximale élevée, proche de son maximum pendant une grande partie de la journée, mais aussi à une conductance hydraulique forte (BESNARD & CARLIER, 1990). Grâce aux bonnes conditions hydriques, le potentiel hydrique foliaire minimum ne tombe pas au-dessous de -2 MPa.

Sous l'effet de la sécheresse du sol, le frêne ferme d'abord partiellement ses stomates (CARLIER *et al.*, 1992), au plus tard à midi et habituellement beaucoup plus tôt, en

* Manuscrit reçu le 2 octobre 1996; version révisée acceptée pour publication le 29 octobre 1997.

Source : MNHN



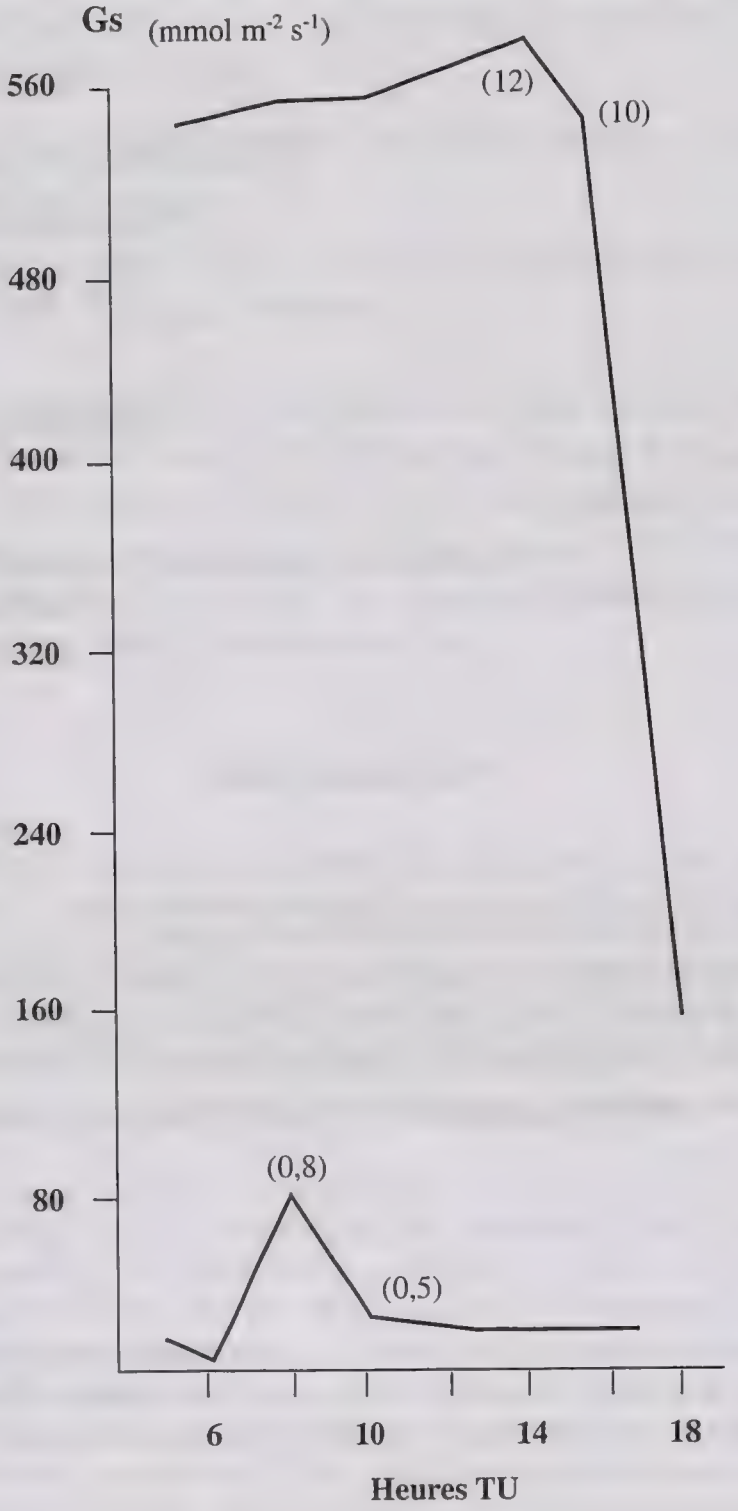


FIG. 1.– Évolution comparée des paramètres physiologiques foliaires mesurés pendant une journée estivale chez un frêne adulte sur un sol à nappe phréatique peu profonde et sur un sol soumis à la sécheresse.
Gs : conductance stomatique pour la diffusion de vapeur d'eau (mmol $m^{-2}s^{-1}$). Ψ_f : potentiel hydrique foliaire (MPa). Chaque point représente la moyenne de 5 mesures. Quelques valeurs de transpiration d'eau (mmol $m^{-2}s^{-1}$) sont indiquées entre parenthèses.

Diurnal course of physiological parameters measured during a summer drought on adult ash tree growing in the Isere river plain and in a mesoxerophilic mountain stand.
Gs : diffusive stomatal conductance for water vapour (mm). Ψ_f : leaf water potential (MPa). Each point is the average of five measurements. Some values of the transpiration rate (mmol $m^{-2}s^{-1}$) are indicated in parenthesis.

fonction de l'intensité de la sécheresse. Ensuite, la conductance décroît doucement jusqu'à la fin de la journée où la fermeture des stomates s'accentue. Le potentiel hydrique foliaire atteint des valeurs très basses de l'ordre de -4 MPa (FIG. 1). Toutefois, la fermeture des stomates n'a qu'une efficacité limitée puisqu'à compter de son déclenchement, il peut encore se produire une chute diurne de potentiel de l'ordre de 0,7 MPa. Ainsi, le frêne ne pratique pas la stratégie d'évitement, mais survit aux épisodes de sécheresse estivale par la stratégie de tolérance (LUDLOW, 1989).

Le frêne résiste à des déficits hydriques très importants (FIG. 2). Une expérimentation effectuée sur des plants cultivés en pot montre qu'il peut supporter un potentiel de base de - 6 MPa et encore avoir une activité photosynthétique (FIG. 2), ce qui est exceptionnel de la part d'une espèce mésophile. Après arrosage, le frêne retrouve, une dizaine de jours plus tard, 60 % de son activité photosynthétique maximale. La tolérance du frêne à la sécheresse est donc tout à fait remarquable.

AJUSTEMENT OSMOTIQUE

À l'aide de courbes pression-volume (PARKER & PALLARDY, 1988), il a été montré, au champ (PELTIER *et al.*, 1994) et en conditions contrôlées (PELTIER & MARIGO, 1996), que les valeurs du potentiel osmotique à pleine turgescence et celles à turgescence nulle diminuent au cours d'une période de sécheresse (FIG. 3). La tolérance du frêne à la sécheresse relève donc d'un ajustement osmotique.

L'ajustement osmotique interviendrait en favorisant le maintien de la turgescence et en freinant les effets négatifs du déficit hydrique sur l'activité physiologique globale de la plante (ABRAMS, 1988). Cependant, l'importance véritable de ce rôle reste encore à élucider.

Au cours de l'installation de la sécheresse, dans les feuilles, le pourcentage de carbone soluble par rapport au carbone total augmente très nettement (PELTIER *et al.*, 1994). Au plus fort du déficit en eau, il passe de 25 à 35 %. Si on admet une relation de cause à effet, l'ajustement

Source : MNHN

osmotique serait donc produit par une accumulation active de carbone organique. Des analyses par RMN du ^{13}C (GUICHERD *et al.*, 1997) montrent que deux composés paraissent particulièrement impliqués dans ce processus : il s'agit du mannitol, dont le rôle d'agent osmotique est bien connu chez le frêne, ainsi que de l'acide malique également bien représenté chez ce végétal.

AJUSTEMENT ÉLASTIQUE

Dans les mécanismes d'adaptation à la sécheresse, le frêne met aussi en œuvre un ajustement élastique qui repose sur les variations des propriétés mécaniques des parois (PELTIER & MARIGO, 1996).

Les variations des caractéristiques hydriques d'une plante en réponse à des modifications de sa teneur en eau peuvent être illustrées par le diagramme de Höfler. Après 12 jours de déficit hydrique chez le frêne (FIG. 4), celui-ci montre que le module d'élasticité (ε), défini par la pente de la partie linéaire correspondant aux variations de la pression de turgescence, augmente et que par conséquent les parois cellulaires se rigidifient. En même temps, la teneur relative en eau à turgescence nulle augmente de façon significative. Ces résultats plaident en faveur de l'intervention d'un phénomène d'ajustement élastique chez le frêne.

Les plantes, dont le module d'élasticité augmente en fonction du déficit hydrique, correspondent essentiellement à des xérophytes (SHIHE *et al.*, 1994) et des halophytes

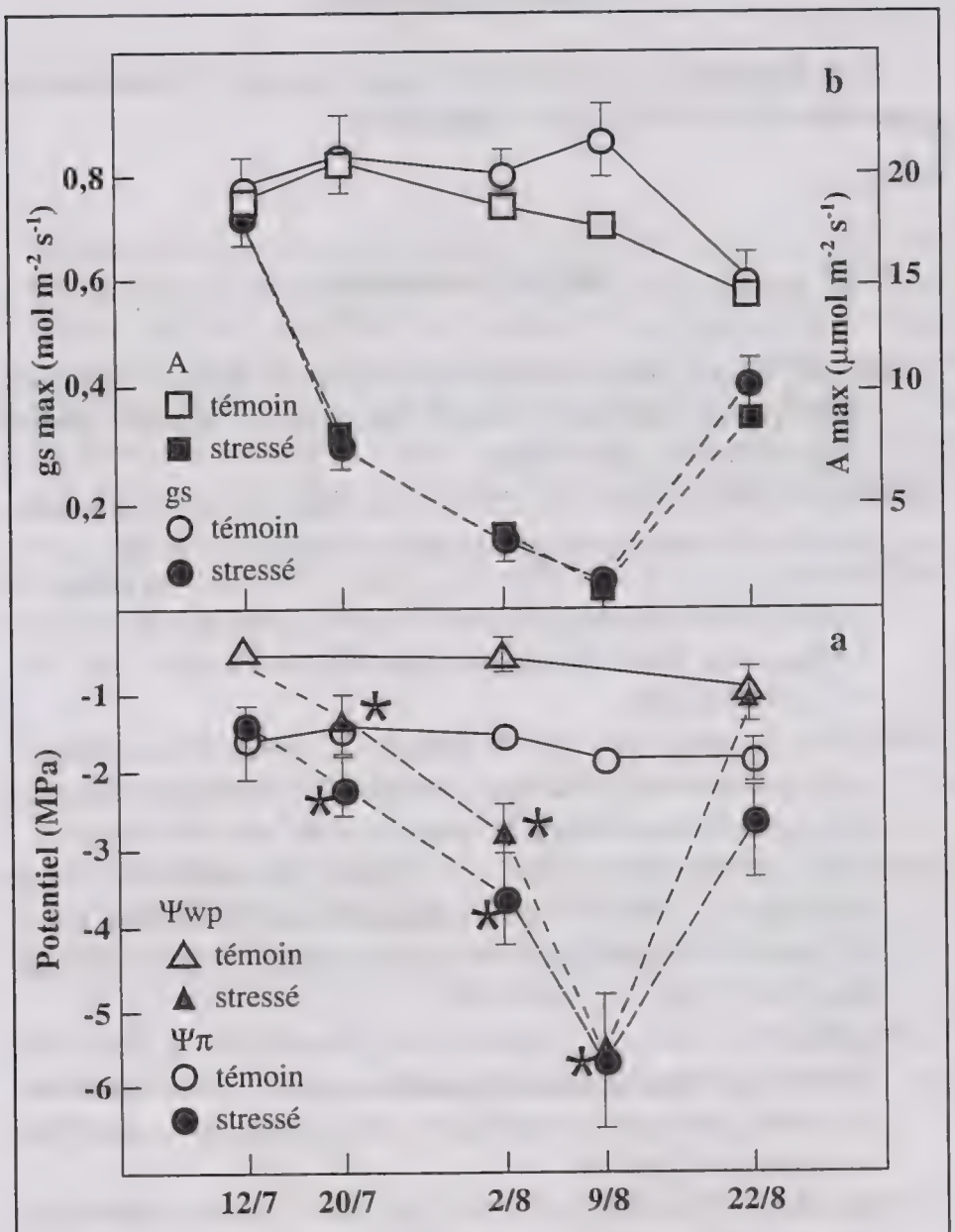


FIG. 2.– Effet d'un déficit hydrique sur l'évolution des paramètres physiologiques foliaires de jeunes frênes de 3 ans.
(a) Ψπ : potentiel osmotique (MPa). Ψwp : potentiel hydrique foliaire de base (MPa). (b) Gs : conductance stomatique pour la diffusion de vapeur d'eau (mol $m^{-2}s^{-1}$). Amax : photosynthèse nette maximale (mmol $m^{-2}s^{-1}$). Chaque point représente la moyenne de 3 mesures. ✱ = valeur significativement différente ($P < 0,05$).

Water deficit and time course changes of physiological parameters in 3-year-old seedlings of Fraxinus excelsior *L. (A) Ψπ: osmotic water potential (MPa). Ψwp: leaf predawn water potential (MPa), (b) Gs: maximal stomatal conductance (mol $m^{-2}s^{-1}$). Amax: maximal net photosynthesis (mmol $m^{-2}s^{-1}$) . (mean ± SD, n = 3).*

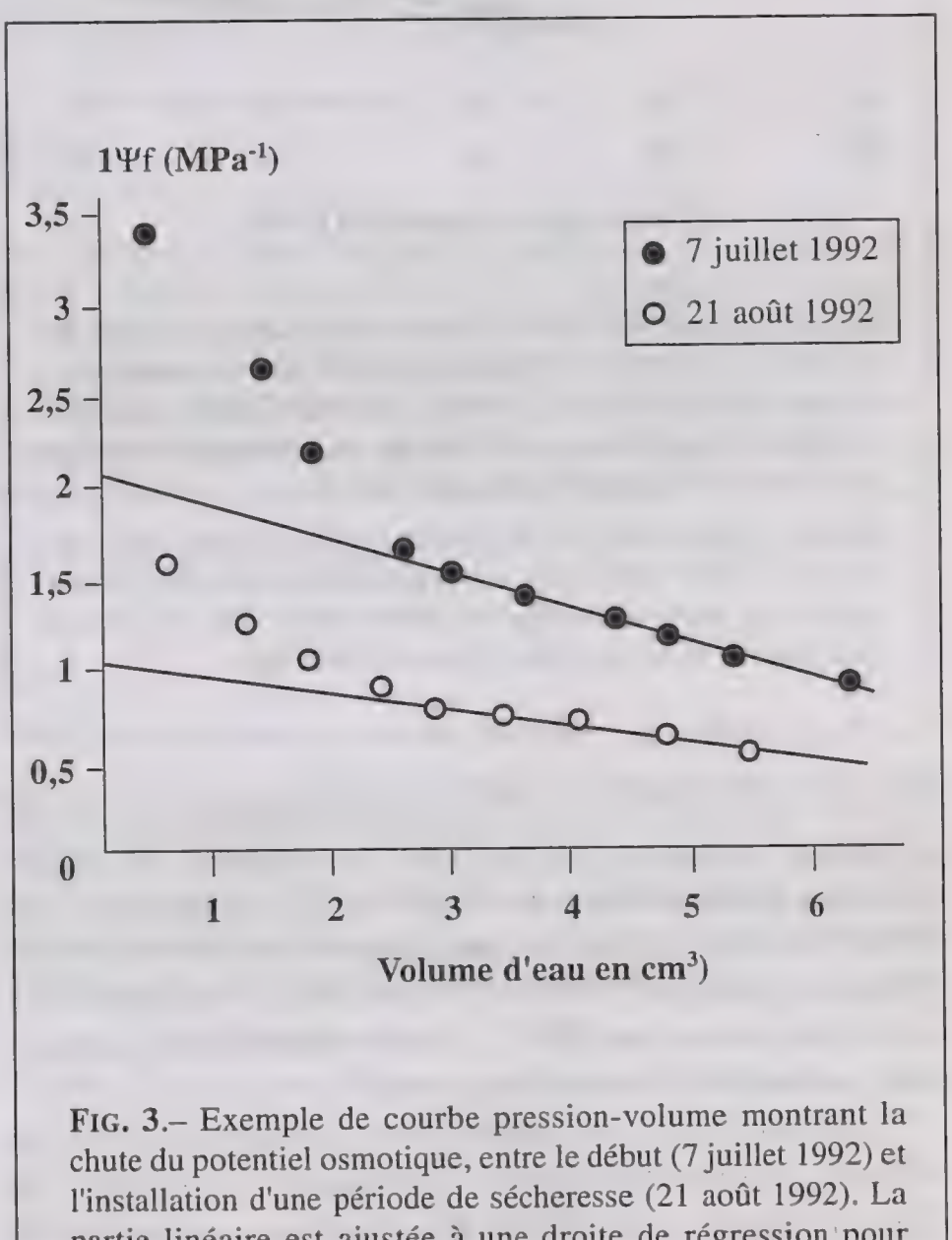


FIG. 3.– Exemple de courbe pression-volume montrant la chute du potentiel osmotique, entre le début (7 juillet 1992) et l'installation d'une période de sécheresse (21 août 1992). La partie linéaire est ajustée à une droite de régression pour laquelle le coefficient de corrélation est le plus significatif (≥ 0,991). La droite coupe l'axe des y en $b = 1/\Psi\pi_{100}$ et l'axe des x en $b/a = V_0$ (volume symplasmique). Ψ_f = Potentiel hydrique foliaire (MPa). $\Psi\pi_{100}$ = Potentiel osmotique à pleine turgescence (MPa). L'expérience a été réalisée en utilisant des feuilles d'arbre adulte.

Pressure-volume curves showing the osmotic potential decrease between the start (07/07/92) and the full drought period in summer (21/08/92). The straight line is obtained by fitting a regression. The intersection of the straight line with the vertical axis give $1/\Psi\pi_{100}$ and with the horizontal axis give V_0 (symplasmic volume). Ψ_f = leaf water potential. $\Psi\pi_{100}$ = osmotic potential at full turgor. This experiment was made by using leaves from adult ash tree.

Source : MNHN

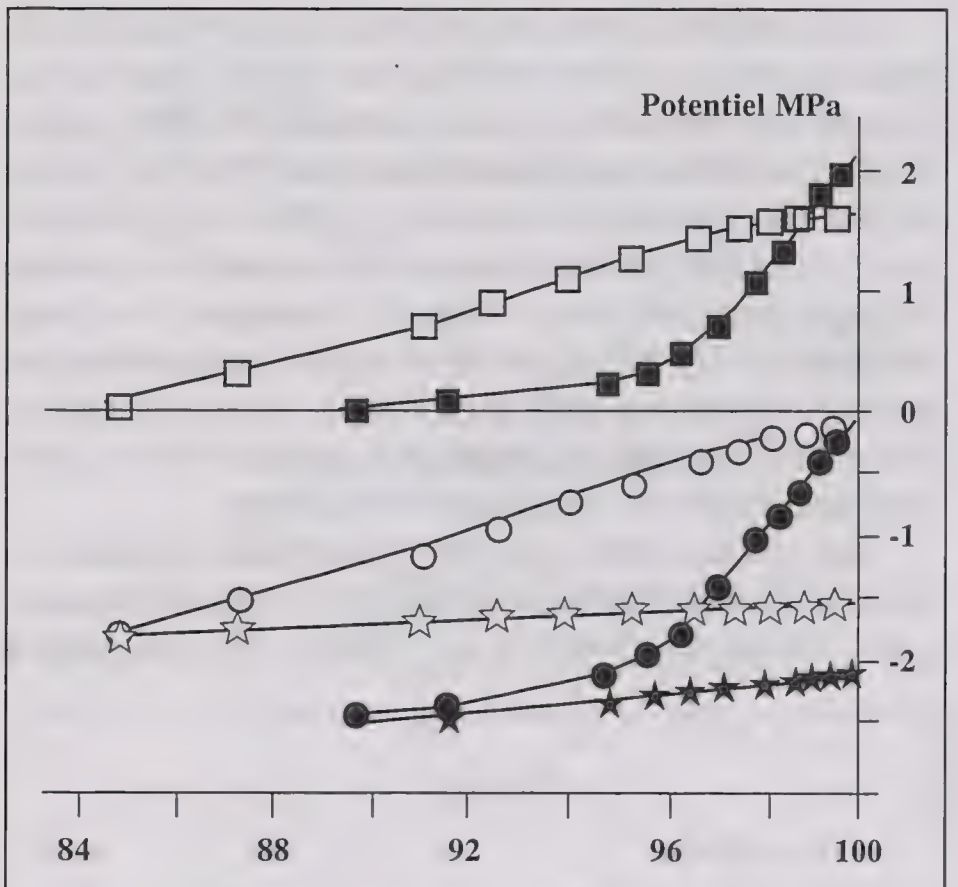


FIG. 4.– Diagramme de Höfler montrant la chute de Ψ_p (□ ■), de $\Psi\pi$ (☆ ★) et de Ψ_f (○ ●) quand la RWC décroît, avant (symboles creux) et après (symboles pleins) 12 jours de stress hydrique. L'expérience a été réalisée en utilisant des feuilles prélevées sur de jeunes plants âgés de 5 ans.

Höfler diagram showing the decrease of Ψ_p (□ ■), $\Psi\pi$ (☆ ★) and Ψ_f (○ ●) vs RWC before (open symbols) and after (closed symbols) grown at two different water stress. This experiment was made with leaves from 5-year-old seedlings.

(NABIL & COUDRET, 1995). Quels avantages ce mode d'adaptation procure-t-il au frêne ? Les résultats des expériences, représentées sous la forme d'un diagramme de Höfler (FIG. 4) montrent que pour une même baisse de potentiel hydrique, il se produit une chute plus faible de la teneur relative en eau (RWC) chez les plants stressés, ce qui leur permet de minimiser les pertes.

De plus, pour une même RWC le potentiel hydrique foliaire des individus stressés est beaucoup plus faible. Au fur et à mesure du desséchement des tissus, un gradient de potentiel hydrique de plus en plus prononcé s'établit dans le système sol/plante/atmosphère, ce qui doit avoir pour effet de faciliter l'absorption de l'eau à partir du sol et de rétablir en partie l'équilibre hydrique de la plante. Pour que ce mode d'adaptation conserve son efficacité au fur et à mesure que le déficit hydrique progresse, il est indispensable que les cellules pratiquent simultanément l'ajustement osmotique, afin de minimiser la perte de turgescence.

Chez le frêne, ces deux modes d'ajustement, osmotique et élastique, agissent de manière coordonnée en combinant leurs effets, le rôle d'agent osmotique revenant pour une large part aux deux composés organiques les plus représentatifs chez cette espèce, l'acide malique et le mannitol.

CONCLUSIONS

La tolérance du frêne à la sécheresse résulte d'une double stratégie d'ajustement liée d'une part à la baisse du potentiel osmotique et d'autre part à une augmentation du module d'élasticité. Le premier mécanisme participerait au maintien de la turgescence cellulaire, le second interviendrait plus spécifiquement en facilitant l'absorption de l'eau à partir du sol. En conjuguant leurs effets, ces deux mécanismes tendraient finalement à augmenter les capacités de résistance globale de la plante au déficit hydrique.

REMERCIEMENTS

Nous remercions J.-P. GUICHARD pour son aide efficace dans la conception et la réalisation des graphiques.

BIBLIOGRAPHIE

ABRAMS, M.D., 1988.– Sources of variation in osmotic potentials with special reference to North American tree species. *Forest Science,* 34 (4) : 1030-1046.

AUSSENAC, G., & LEVY, G., 1992.– Les exigences en eau du frêne. *Rev. For. Fr.*, XLIV, n° sp. "les feuillus précieux", 32-38.

BESNARD, G., & CARLIER, G., 1990.– Potentiel hydrique et conductance stomatique des feuilles de frêne (*Fraxinus excelsior* L.) dans une forêt alluviale du Haut-Rhône français. *Ann. Sci. For.*, 47 : 353-365.

CARLIER, G., PELTIER, J.-P., & GIELLY, L.,1992.– Comportement hydrique du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) dans une formation montagnarde mésoxérophile. *Ann. Sci. For.*, 49 : 207-23.

GUICHERD, PH., PELTIER, J.-P., GOUT, E., BLIGNY, R., & MARIGO, G., 1997.– Osmotic adjustment in *Fraxinus excelsior* L. Malate and Mannitol accumulation in leaves under drought conditions. *Trees,* 11 : 155-161.

LUDLOW, M., 1989.– *In* : KREEB, KH, RICHTER, H. & HINCKLEY, TM., (eds). *Structural and functionnal responses to environmental stress.* Strategies of response to water stress. SPB Acad Publ bv, La Haye : 269-281.

NABIL, M., & COUDRET, A., 1995.– Effects of sodium chloride on growth, tissue elasticity and solute adjustment in two *Acacia nilotica* subspecies. *Physiol. Plant.*, 93 : 217-224.

PARKER, M.M. & PALLARDY, S.G., 1988.– Pressure-volume analysis of leaves of *Robinia pseudoacacia* L. with sap expression and free transpiration methods. *Can. J. For. Res.*, 18 : 1211-1213.

PELTIER, J.-P., AGASSE, F., DE BOCK, F. & MARIGO, G., 1994.– Ajustement osmotique chez le frêne commun et stress hydrique. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Vie/Life sciences,* 317 : 679-684.

PELTIER, J.-P., & MARIGO, G., 1996.– Mécanismes d'ajustement et stress hydrique chez le frêne commun. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Vie/Life sciences* 319 : 425-429.

SHIHE, F., BLAKE, T.J. & BLUMWALD, E., 1994.– The relative contribution of elastic and osmotic adjustment to turgor maintenance of woody species. *Physiol. Plant.*, 90 : 408-413.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 403-406

CYCLE INTERNE DE L'AZOTE DANS UNE NANOPHANÉROPHYTE SUBALPINE (*Rhododendron ferrugineum* L.) SE DÉVELOPPANT SUR SOLS PAUVRES (ALPES SEPTENTRIONALES FRANÇAISES)*

André PORNON, Bernard DOCHE & Nathalie ESCARAVAGE

Laboratoire de "Biologie des populations d'altitude", UMR CNRS n° 55 53, Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier, Grenoble I, B.P. 53X, F-38041 Grenoble Cedex 9.
(bernard.doche@ujf.grenoble.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

*NITROGEN INTERNAL CYCLE IN SUBALPINE EVERGREEN SHRUB (*Rhododendron ferrugineum *L.) GROWING ON EXHAUSTED SOILS (NORTHERN ALPS, FRANCE).*
Rhododendron ferrugineum *is an evergreen shrub (Ericaceous) growing at the subalpine level (1,600 - 2,200 m). The abilities of this shrub to absorb both NH_4^+ and NO_3^- ions probably give it advantage in such adverse habitats. In aim to know at what extent this species depends on its environment, we investigate during two successive growing seasons its capacities to conserve nitrogen in efficient (internal cycle). This study was conducted on two sites in the Northwestern Alps (Belledonne, Taillefer - France). Results showed that Rhododendron has high physiological performances in drawing organic and mineral compounds from its leaves to storage sinks. These stored compounds probably support the growth of the shrub, particulary at the start of the following growing season (may) when soil ressources are lowered by the harsh climatic conditions.*

KEY WORDS : Heathland, *Rhododendron ferrugineum* - Nitrogen - Internal cycle - Evergreen shrub - Environment - Subalpine level, Alps.

RÉSUMÉ
(travail original)

Le Rhododendron ferrugineum L. *(Ericaceae) est une espèce subalpine (1600-2100 m) capable d'absorber l'azote sous ces deux formes ioniques (NO_3^- et NH_4^+), ce qui est un privilège en haute montagne. Pour mieux comprendre le degré de dépendance de cette Ericacée vis-à-vis du milieu, nous avons analysé les capacités de la plante à conserver l'azote dans ses cycles internes au cours de deux saisons de végétation dans 2 sites des Alpes du Nord (Belledonne, Taillefer). Les aptitudes physiologiques du Rhododendron à résorber les composés organiques et minéraux de son feuillage pour les conduire vers des organes de stockage sont performantes ; ces composés sont remobilisés l'année suivante pour démarrer le cycle de végétation fin mai-début juin, période où les conditions micro- et pédo-climatiques sont encore défavorables à la nutrition minérale.*

MOTS CLÉS : Lande, *Rhododendron ferrugineum* - Azote - Cycle interne - Nanophanérophyte sempervirente - Environnement - Étage subalpin, Alpes.

INTRODUCTION

Le *Rhododendron ferrugineum* L. (Ericaceae) est une espèce subalpine (1600-2100 m) capable, sur les ubacs des Alpes du Nord externes, de monopoliser l'espace en 150 ans minimum (recouvrement de 90 à 95 %). Ces landes fermées qui paraissent physionomiquement stables exercent alors une résistance mécanique et biotique à l'envahissement par les phanérophytes. Malgré de faibles ressources en azote minéral (PORNON, DOCHE, 1994), ce ligneux bas peut produire jusqu'à 5-6 t MS ha^{-1} an^{-1} dans une lande fermée ayant une biomasse de 60-70 t MS ha^{-1}.

Les ions NO_3^- semblent prioritairement absorbés par les espèces de la pelouse ; l'Éricacée, plante héliophile capable d'utiliser les 2 formes d'azote, est favorisée pour son implantation sur des sols riches en NH_4^+ car la biomasse herbacée est alors faible (PORNON, DOCHE, 1995).

Si l'absorption d'azote sous ces deux formes ioniques peut déjà être considérée comme un privilège dans le contexte de l'étage subalpin, les capacités de la plante à conserver les nutriments dans ses cycles internes méritent d'être analysées pour mieux comprendre le degré de dépendance du Rhododendron vis-à-vis du milieu.

* Manuscrit reçu le 15 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 19 septembre 1997.

Source : MNHN

MÉTHODES D'ÉTUDES

Les teneurs en azote total dans les différents organes de l'Éricacée ont été analysés et calculés après prélèvement, le 4 août 1992, dans 2 sites des Alpes du Nord (Belledonne : 40° 25' N ; 6° 10' E - Taillefer : 45° 4'N ; 5° 58' E) ; les sols sont de type brun acide à brun ocreux. L'évolution des teneurs en azote a été suivie de juin 1992 à juin 1993 dans plusieurs compartiments de l'arbuste à différents stades phénologiques. Les valeurs obtenues dans 2 générations de feuilles permettent de déduire l'évolution de l'azote total au cours de leur durée de vie (2 ans). Pour chaque site, des prélèvements ont été faits dans 2 populations de Rhododendron de recouvrement différent (Belledonne : 25 % et 80 % soit P25 et P80) (Taillefer : P16 et P95 %). Les techniques d'échantillonnage sont résumées dans les légendes du tableau et de la figure.

Les analyses ont été effectuées par chromatographie en phase gazeuse (CHONS Carlo - Erba). Les teneurs de phosphore (P) ont été mesurées dans les pousses annuelles afin de déceler d'éventuelles carences et pour calculer son efficacité d'utilisation par la plante (dosages réalisés par le service central du CNRS - Vernaison).

RÉSULTATS

TENEURS ET ALLOCATION EN AZOTE TOTAL (TAB. I).

Sur les deux sites, en fin de croissance des pousses annuelles (début août 1992), les teneurs (% MS) dans les différents organes sont très similaires. La minéralomasse d'azote total fluctue entre 15,6 et 16 g/m^2 (P16 et P25) et entre 21,5 et 23,5 g/m^2 (P80 et P95).

L'allocation d'azote dans la biomasse foliaire (compartiment chlorophyllien : feuilles et rameaux 91 et 92) peut varier d'un site à l'autre : soit 45,6 à 48,1 % de la minéralomasse aérienne totale d'azote à Belledonne contre seulement 28,1 à 31 % dans le massif du Taillefer.

Ces écarts s'expliquent par une productivité annuelle plus grande des landes de Belledonne, ce qui se traduit par une biomasse plus élevée dans les 2 dernières générations de pousses (1992 ; P25 = 329 gMS/m^2 ± 28,8 contre 229,6 ± 35 en P16 - P80 = 417,2 ± 46,5 contre 251,3 ± 30,7 en P95 - intervalle de confiance à p = 0,05 ; PORNON, DOCHE, 1995).

Début août 1992, la richesse en azote des organes est la suivante :

feuilles 92 (1,44-1,67 % de la MS) > feuilles 91 (0,96-1,32 %) > bois (0,26-0,33 %)

ÉVOLUTION DES TENEURS ET PROCESSUS DE RÉSORPTION DE L'AZOTE TOTAL (FIG. 1)

L'évolution est similaire dans toutes les populations des 2 sites. Dans le Taillefer, pour des raisons techniques, nous n'avons pas obtenu de valeurs dans la population P95 au-delà du 4 août.

Après le débourrement (fin juin), les teneurs des feuilles en azote total sont élevées, toutes comprises entre 3,16 % ± 0,07 et 3,20 % ± 0,19. Ces teneurs diminuent rapidement de moitié de la fin juin à début août (1,47 % ± 0,08 - 1,52 % ± 0,06) ; la croissance des pousses entraîne une dilution de l'azote dans la biomasse. Ces valeurs continuent de décroître jusqu'à la fin octobre (1,12 % ± 0,06 - 1,15 %

TABLEAU I.– Teneurs (%) et allocation (g/m^2) d'azote total au 4 août 1992 dans les différents organes de *Rhododendron ferrugineum*; 2 populations sont étudiées sur chaque site (Belledonne et Taillefer). Chaque valeur est une moyenne de 5 mesures; chaque mesure correspond à un mélange de l'organe prélevé sur 15 individus échantillonnés au hasard (séchage à 70°c). Les dosages d'azote sont réalisés par chromatographie en phase gazeuse (CHONS Carlo - Erba).

Total nitrogen contents (%) and allocation (g/m^2) in different Rhododendron organs in the 2 populations studied on each site - Belledonne and Taillefer - (4 august 1992). Each value is the mean (± SD) of 5 replicates. Each replicate results from 15 carefully mixed, randomly harvested samples oven dried at 70°C. Nitrogen measurements were performed using chromatography in Carlo Erba apparatus.

		Bourgeons	Ram. 92	Ram. 91	Feuilles 92	Feuilles 91	Tiges épig.	Tiges hypo.	Incrém. tige	Alloc. totale
P25	teneur %	1,51 ±0,09	1,33 ±0,06	0,64 ±0,15	1,47 ±0,01	0,96 ±0,10	0,27 ±0,07	0,3 ±0,01	0,27 ±0,07	
Belled.	alloc.g/m^2	0,23 (1,4)	0,45 (2,8)	0,24 (1,5)	4,1 (25,6)	2,92 (18,2)	5,28 (33)	2,34 (14,6)	0,44 (2,7)	16 g/m^2
P16	teneur %	1,44 ±0,08	1,15 ±0,10	0,73 ±0,09	1,44 ±0,03	1,09 ±0,10	0,27 ±0,03	0,27 ±0,04	0,27 ±0,03	
Taillef.	alloc.g/m^2	0,2 (1,3)	0,11 (0,7)	0,04 (0,2)	2,96 (18,9)	1,3 (8,3)	9,43 (60,3)	0,24 (1,5)	1,35 (8,6)	15,63 g/m^2
P80	teneur %	1,51 ±0,08	1,2 ±0,07	0,72 ±0,05	1,52 ±0,06	1,04 ±0,08	0,33 ±0,03	0,28 ±0,02	0,33 ±0,03	
Belled.	alloc.g/m^2	0,17 (0,8)	0,61 (2,8)	0,34 (1,6)	5,4 (25,1)	3,46 (16,1)	8,8 (41)	1,95 (9,1)	0,73 (3,4)	21,46 g/m^2
P95	teneur %	1,61 ±0,02	1,27 ±0,01	0,75 ±0,10	1,67 ±0,07	1,32 ±0,1	0,36 ±0,03	0,28 ±0,04	0,26 ±0,03	
Taillef.	alloc.g/m^2	0,04 (0,17)	0,01 (0,04)	0,1 (0,04)	4,0 (17)	3,26 (13,9)	11,04 (47)	5,04 (21,4)	?	23,49 par défaut
± écart type ( ) : % par rapport à l'azote total.			**Compartiment chlorophyllien**							

Source : MNHN

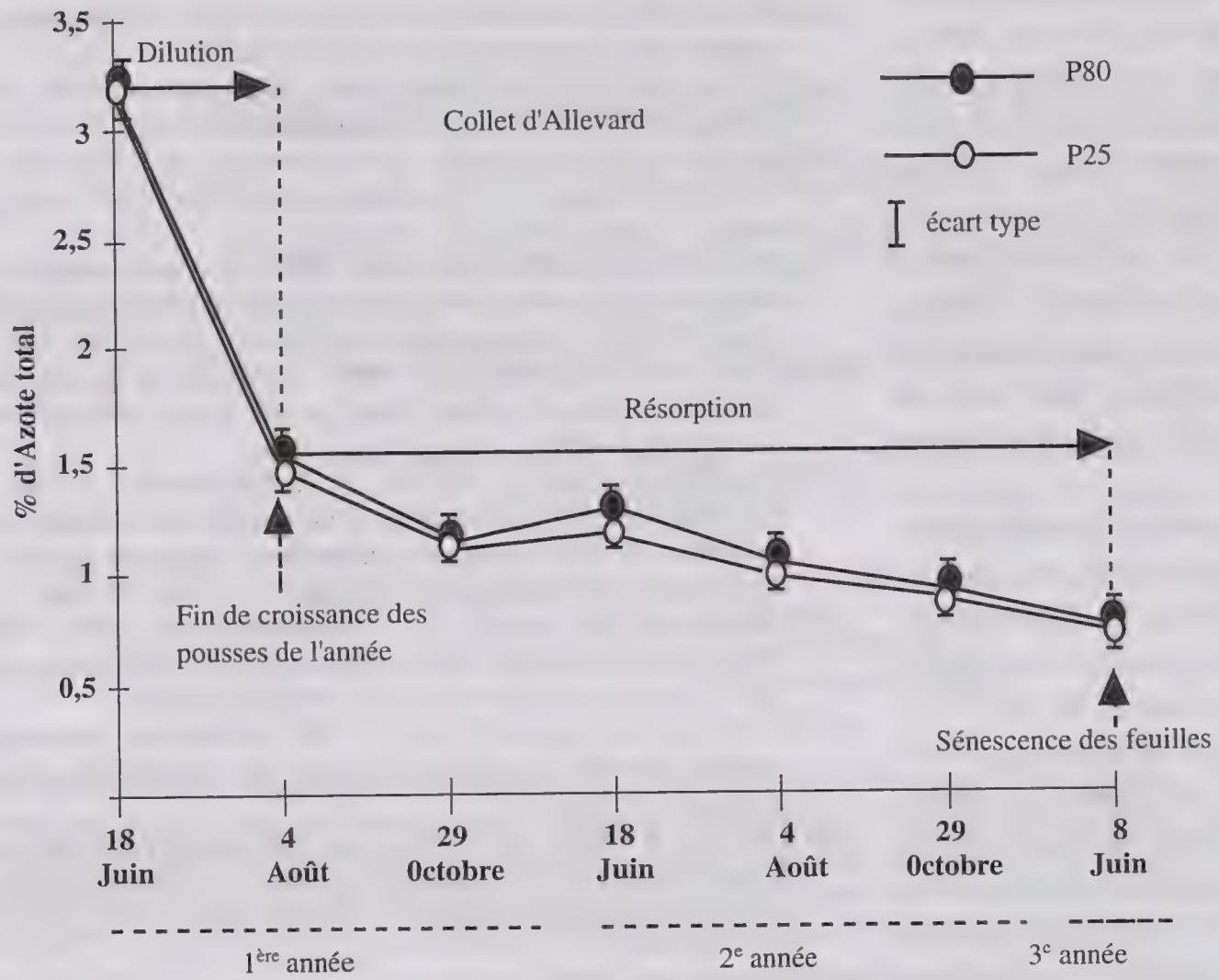


FIG. 1.– Site du massif de Belledonne : évolution de l'azote total dans les feuilles de Rhododendron (% Matière Sèche), du débourrement jusqu'à la sénescence des feuilles (24 mois). Les informations sont déduites des valeurs obtenues dans les 2 générations de feuilles échantillonnées en 1992. Même technique d'échantillonnage que celle indiquée en légende du tableau I.

Study site in Belledonne massif : evolution of total nitrogen (%) in leaves of Rhododendron ferrugineum *(% dry mass) during their life (24 months). Data are partially deduced from values obtained from the two generation of leaves sampled in 1992. Same random sampling (Table I).*

± 0,05), ce qui correspond alors au début des transferts internes : l'azote est alors drainé vers des sites de stockage. La deuxième année, ces processus se poursuivent et 24 mois après le débourrement (troisième année civile), les teneurs en azote ne sont plus que de 0,73 % ± 0,04 - 0,76 % ± 0,03 dans le site de Belledonne et de 0,5 % (P16) dans celui du Taillefer. Cette résorption se prolonge donc jusqu'à la sénescence des feuilles.

EFFICACITÉ D'UTILISATION DES NUTRIMENTS (NUTRIENT USE EFFICIENCY = NUE)

Les espèces ou populations poussant sur des sols pauvres en nutriments ont une plus grande NUE que celles poussant sur des sols riches, c'est-à-dire qu'elles produisent plus de biomasse ou accumulent plus de carbone par unité d'azote disponible (VITOUSEK, 1982 ; BIRK, VITOUSEK, 1986 CHAPIN, SHAVER, 1989 ; MILLARD, PROE, 1991).

Différentes méthodes de calcul de cette NUE sont utilisées dans la littérature (PORNON, 1994). Afin de pouvoir comparer nos résultats à ceux obtenus pour d'autres plantes présentes sur nos sites ou vivant dans des conditions écologiques assez semblables, nous avons calculé l'efficacité d'utilisation des nutriments de la façon suivante (P.P.N. = Productivité Primaire Nette) :

N.U.E. = PPN annuelle des pousses 92 (g/m^2) / unité d'Nt contenue dans cette PPN (g/m^2)

Nos premiers résultats comparés à ceux obtenus dans la toundra pour des ligneux bas (CHAPIN, SHAVER, 1989) montrent que pour le Rhododendron, les valeurs des NUE de l'azote (62-70) et du phosphore (587-620) sont en général supérieures ou proches de celles des espèces à feuillage caduque (*Vaccinium uliginosum,* espèce fréquente sur nos sites d'étude : N : 43 et P : 443) (*Betula nana* : 41 et 427) (*Arctostaphylos alpina* : 62 et 406) (*Dryas octopetala* : 59 et 476). Les valeurs du Rhododendron sont par contre légèrement inférieures à celles mesurées dans la toundra pour des chaméphytes à feuillage pérenne (*Empetrum nigrum* : 108 et 1269) (*Vaccinium vitis-idaea*, éricacée très présente sur nos sites : 99 et 908).

Le Rhododendron apparaît donc comme une nanophanérophyte relativement performante quant à l'utilisation de l'azote et du phosphore sur sols pauvres.

DISCUSSION - CONCLUSIONS

L'efficacité d'utilisation des nutriments (NUE) repose en grande partie sur les processus de résorption; ceux ci sont un moyen de conservation des nutriments au sein des systèmes biologiques se développant sur substrats pauvres et sujets à de fortes pertes (AERTS, 1990). Cette résorption de composés organiques et minéraux, avant la chute dans la litière des organes sénescents, est l'une des explications suggérées pour comprendre les différences de NUE entre

Source : MNHN

espèces. Actuellement les avis divergent sur l'ampleur et sur l'impact de cette résorption dans le fonctionnement des écosystèmes. STACHURSKI & ZIMBA (1975), TURNER (1977), SHAVER & MELILLO (1984), PUGNAIRE & CHAPIN (1993) trouvent une plus grande résorption sur les sites pauvres en nutriments ; OSMAN & WEAWER (1982), STAAF (1982), CHAPIN et SHAVER (1989) ne trouvent pas de telles relations. Dans tous les cas, la résorption est un mécanisme biologique primordial ayant une forte valeur adaptative. MAY et KILLINGBECK (1992) ont montré que trois années consécutives de défoliation sur *Quercus illicifolius,* juste avant la résorption, entraîne une chute de 40 à 50 % de la production de biomasse.

Cette résorption est importante pour le Rhododendron car environ 25 % de l'azote des feuilles sont résorbés la première année, de début août à la fin octobre. Ce processus se poursuit dans les feuilles âgées d'un an ; pendant leur sénescence, elles perdent 22 % de leur biomasse et 40 à 60 % de leur azote. Ainsi, dans les 2 générations de pousses, 1/3 de l'azote de la partie chlorophyllienne est résorbé annuellement (soit l'équivalent de 50 % des besoins azotés de la PPN). Si l'on prend en compte la durée de vie d'une feuille (2 ans), la résorption atteint 50 à 60 % du pool maximum d'azote contenu dans le feuillage (optimum en août de la première année). À titre de comparaison, les valeurs sont de 39 à 56 % pour *Vaccinium myrtillus* (MOZYNSKA, 1983), respectivement de 16 % et de 12 % dans les pousses sénescentes de *Erica tetralix* et de *Calluna vulgaris* (AERTS, 1990) et de 20 à 40 % pour *Picea abies* (DAMBRINE *et al.*, 1991 - BONNEAU, 1995). Des valeurs supérieures à celles du Rhododendron sont cependant données pour *Betula pubescens* (69 %) (ESCUDERO *et al.,* 1992), pour *Pinus sylvestris* (74 %) et *Larix laricina* (79 %) (CHAPIN, KEDROWSKI, 1983) et pour des plantes de la toundra comme *Vaccinium uliginosum* (62 à 70 %), *Betula nana* (62 à 72 %) et *Arctostaphylos alpina* (67 %) (SHAVER, CHAPIN, 1991).

Les aptitudes physiologiques du Rhododendron à résorber les composés organiques ou minéraux de son feuillage pour les conduire vers des organes de stockage apparaissent donc performantes ; ces composés sont remobilisés l'année suivante pour démarrer le cycle de végétation fin mai - début juin, période où les conditions micro- et pédo-climatiques de l'étage subalpin sont encore défavorables à la nutrition minérale. La pérennité des feuilles améliore l'efficacité de stockage et d'utilisation des nutriments ; leur temps de résidence au sein de la plante augmente. En ubac, lorsque les conditions hydriques sont bonnes (sols mésohygrophiles), les populations de Rhododendron sont donc favorisées pour croître sur des sols pauvres en nutriments ; cette Éricacée peut alors structurer des landes totalement fermées en plus de 150 ans. En terme de productivité, le Rhododendron est donc capable de bien exploiter les faibles ressources du milieu.

BIBLIOGRAPHIE

AERTS, R., 1990.– Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Œcologia*, 84 : 391-97.

BIRK, E. M. & VITOUSEK, P.M., 1986.– Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands. *Ecology*, 67 : 69-79.

BONNEAU, M., 1995.– *Bases et conseils pratiques pour la fertilisation des forêts dans les pays tempérés.* ENGREF/INRA, Nancy, Paris.

CHAPIN, F.S. & KEDROWSKI, R.A., 1983.– Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taïga trees. *Ecology*, 64 (2), 376-391.

CHAPIN, F.S. & SHAVER, G.R., 1989.– Difference in growth and nutrient use among arctic plant growth forms. *Functional Ecology*, 3 : 73-80.

DAMBRINE, E., LE GOASTER, S. & RANGER, J. 1991.– Croissance et nutrition minérale d'un peuplement d'épicéa sur sol pauvre. II - Prélèvement et translocation d'éléments minéraux au cours de la croissance. *Acta Œcologica,* 12 (6) : 791-808.

ESCUDERO, A., DEL ARCO, J.M. & GARRIDO, M.V., 1992.– The efficiency of nitrogen retranslocation from leafbiomass in *Quercus ilex* ecosystems. *Vegetatio* 99-110; 225-37.

MAY, J.D. & KILLINGBECK, K.T., 1992.– Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics. *Ecology*, 73 : 1868-78.

MILLARD, P. & PROE, M.F., 1991.– Leaf demography and the seasonal internal cycling of nitrogen in sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) seedlings in relation to nitrogen supply. *New Phytol.*, 117 : 587-96.

MOZYNSKA, B., 1983.– Some problems on ecology of *Vaccinium myrtillus* in pine forest communities. *Polish Ecological Studies*, 9 (4) : 565-643.

OSMAN, N.L. & WEAVER, G.T., 1982.– Autumnal nutrient transfers by retranslocation in needles of *Radiata pine* in relation to nitrogen supply. *Annals of Botany,* 60; 147-56.

PORNON, A., 1994.– *Dynamique et fonctionnement des populations de Rhododendron ferrugineum L. (Éricacée). (Etage subalpin; Alpes Nord-Occidentales).* Thèse d'Université, UJF Grenoble, 166 p.

PORNON, A. & DOCHE, B., 1994.– Dynamics and functioning of *Rhododendron ferrugineum* subalpine heathlands (Northern Alps). Mineral nitrogen availability in the context of global climate change. *Mountain Environments in changing climates.* Edited by Martin Beniston, London & New York : 244-258.

PORNON, A. & DOCHE, B., 1995.– Minéralisation et nitrification de l'azote dans différents stades de colonisation des landes subalpines à *Rhododendron ferrugineum* L. (Alpes du Nord; France). *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life sciences*; 318 : 887-895.

PUGNAIRE, F.I. & CHAPIN, F.S., 1993.– Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen mediterranean species. *Ecology*, 74; 124-29.

SHAVER, G.R. & MELLILO, J.M., 1984.– Nutrient budgets of marsh plants efficiency concepts and relation to availability. *Ecology*, 65 : 1491-1510.

SHAVER, G.R., CHAPIN F.S. III, 1991.– Production : biomass relationships and element cycling in contrasting arctic vegetation types. *Ecological Monographs*, 6 (1) : 1-31.

STAAF, H., 1982.– Plant nutrient changes in beech leaves during senescence as influenced by site characteristics. *Acta œcologia*, 3 : 161-70.

STACHURSKI, A. & ZIMBA, J.R., 1975.– Methods for studying forest ecosystems : leaf area, leaf production and withdrawal of nutrients from leaves of trees. *Ekologia Polski*, 23 : 637-48.

TURNER, J., 1977.– Effects of nitrogen availability on nitrogen cycling in a douglas fir stand. *Forest science*, 23; 307-16.

VITOUSEK, P., 1982.– Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The Amer. Nat.,* 119 : 553-72.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 407-410

MISE EN ÉVIDENCE DIRECTE DE L'ACIDIFICATION D'UN SOL FORESTIER À AUBURE (BASSIN VERSANT DU STRENGBACH, HAUT-RHIN)*

Anne POSZWA, Étienne DAMBRINE, Benoît POLLIER & Jorg FICHTER

INRA, Centre de Recherches Forestières, Équipe Cycles Biogéochimiques des écosystèmes forestiers. F-54280 Champenoux, France (poszwa@nancy.inra.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

DIRECT EVIDENCE OF FOREST SOIL ACIDIFICATION IN THE STRENGBACH CATCHMENT, HAUT-RHIN, FRANCE.
In the Strengbach catchment (Vosges massif), spruce stands deficient in Mg and poor in Ca grow on strongly acidified dystric cambisols. Flux measurements have been made since 1987 at different forest sites to study the acidification of soils and waters. Budgets of mineral fluxes showed that soils were loosing exchangeable base cations. The observed changes in the soil exchangeable base cation concentrations between 1990 and 1996 demonstrate these losses and the reality of acidification, although the Mg loss mesured was different from that calculated by budget.

KEY WORDS: Decrease in bases saturation - Acidification - Forest soils - Acid rain.

RÉSUMÉ
(travail original)

Dans le bassin versant du Strengbach (Haut-Rhin), des peuplements d'épicéas carencés en Mg et pauvres en Ca sont plantés sur des Alocrisols fortement désaturés. Des mesures ont été réalisées depuis 1987 dans différents sites afin d'étudier l'acidification des sols et des eaux. Les premiers bilans de flux minéraux établis en 1990 suggéraient que ces sols se désaturaient encore actuellement. Des prélèvements de sols effectués en 1990 puis en 1996 mettent en évidence une forte baisse du Ca et Mg échangeables au cours de ce laps de temps. La réalité de cette acidification est donc confirmée bien que les pertes en Mg mesurées diffèrent de celles calculées par les bilans.

MOTS CLÉS : Désaturation - Acidification - Sols forestiers - Pluies acides.

INTRODUCTION

Dans le massif Vosgien, des bilans entrées-sorties d'éléments minéraux ont suggéré que les dépôts atmosphériques acides et la sylviculture étaient responsables d'une acidification des sols mais peu de démonstrations directes de celle-ci avaient été données (THIMONIER, 1994 ; LANDMANN, 1995 ; LEFEVRE, 1997). Le bassin versant du Strengbach (altitude moyenne 1 000 m, pluviosité annuelle 1 200 mm et température moyenne annuelle 6 °C), est en majorité couvert de plantations d'épicéas carencés en Mg et très pauvres en Ca. Les fortes pertes en Ca et Mg du sol calculées sur la période 1988-1990 (DAMBRINE *et al.*, 1991) confrontées aux faibles flux d'altération estimés (FICHTER *et al.*, 1996) suggèrent que les sols subissent encore actuellement des pertes importantes en cations échangeables, bien qu'ils soient déjà fortement désaturés. Une comparaison des taux de saturation des sols entre 1990 et 1996 nous a permis d'évaluer la réalité d'une telle désaturation.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Notre étude porte sur le sol du versant Sud du bassin versant du Strengbach (commune d'Aubure, Haut Rhin), occupé par un peuplement d'épicéa de 90 ans. Le substrat local est le granite du Brézouard, leucogranite à cordiérite ayant subi des phases d'hydrothermalisme, très pauvre en Ca et Mg (EL GH'MARI, 1995). Le climat et le substrat géologique ont déterminé la formation d'un Alocrisol riche en éléments grossiers et fortement désaturé (TAB. I). Le calcul d'un bilan entrée-sortie d'éléments minéraux à l'échelle d'un écosystème forestier nécessite la connaissance des flux suivants :

* Manuscrit reçu le 22 septembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 29 septembre 1997.

Source : MNHN

TABLEAU I.– Caractères généraux des sols du vieux peuplement d'épicéas à Aubure en 1990.
Main soils caractéristics in 1990.

	Terre fine %	Argile % de t. fine	C/N	pH (Eau)	T (méq/ 100 g)	S/T %
L+F			23,9	3,8		
0-10	60	20	15,5	3,5	13,3	7,5
10-30	65	20	14,3	3,9	13,0	4,3
30-50	70	20	13,9	4,2	10,9	4,2
50-70	66			4,4	8,0	5,2

TABLEAU II.– Comparaison des pertes moyennes annuelles en bases échangeables calculées par les bilans entre 1988 et 1990 et mesurées sur le complexe d'échange entre 1990 et 1996. (NS=non significatif)
Comparison of losses in exchangeable base cation calculated by budget between 1988 and 1990 and mesured on the exchangeable capacity between 1990 and 1996. (NS= non significant).

	Ca éch.	Mg éch. kg ha-1 an -1	K éch.
Bilans bruts Dépôts- prélèvements- lessivage	-7,3	-0,9	-9,3
Altération (FICHTER J, 1996)	< 0,2	0,3 à 1	4 à 8
Bilans nets (bilans bruts + altération)	**-7,1**	**-0,6 à +0,1**	**-5,3 à -1,3**
Pertes en éléments échangeables (1990-1996)	**-6,2**	**-2,8**	**NS**

dépôt atmosphérique d'éléments minéraux, flux chimique drainé en profondeur, immobilisation dans la biomasse et flux d'éléments libéré par altération des minéraux du sol. Le dépôt atmosphérique (humide et sec) a été évalué à partir de mesures pluriannuelles des précipitations hors couvert et sous couvert (PROBST *et al.*, 1990). Le drainage profond a été calculé comme le produit des concentrations moyennes mensuelles mesurées dans les eaux de sols collectées par des lysimètres à - 60 cm, et des flux d'eau drainés mensuellement, déterminés par un modèle hydrologique (DAMBRINE *et al.*, 1991; BIRON, 1992). L'immobilisation a été calculée à partir de mesures traditionnelles de biomasse et minéralomasse (LE GOASTER *et al.*, 1991). Ces flux permettent de calculer le bilan brut : dépôt atmosphérique - immobilisation - drainage. L'altération ne peut pas être directement mesurée. Elle a été calculée en appliquant le modèle géochimique PROFILE (SVERDRUP & WARFVINGE, 1988) à un inventaire précis de la minéralogie des sols (FICHTER *et al.*, 1996). Le bilan net : entrées (altération + apports par les pluies) - sorties (immobilisation + drainage profond) permet d'estimer la variation des compartiments organiques et échangeables.

Des prélèvements de sols ont été réalisés dans le peuplement suivant la technique dite "des grappes". 5 sites de prélèvement ont été choisis en mars 1990 et matérialisés par un piquet sur le terrain : autour de chacun, on a prélevé les sols aux profondeurs suivantes : litière (L+F), 0-10; 10-30; 30-50 et 50-70 cm, en 5 points constituant une grappe. Les prélèvements de sol minéral constituant chaque grappe ont été mélangés sur le terrain puis séchés à l'air et stockés au laboratoire. Les prélèvements de litière effectués sur une surface de 400 cm^2 ont été pesés individuellement après séchage. Ces prélèvements ont été répétés en janvier 1996 puis en mars 1996 afin de détecter une éventuelle variation saisonnière. Les éléments échangeables des échantillons de sol prélevés en 1990 et 1996 ont été extraits en 1996 par des solutions molaires de KCl (Ca, Mg, Al, H, Mn) et NH_4Cl (K). Ca, Mg, K, Mn, Al ont été analysés par spectrophotométrie d'émission ICP. Al, H ont été titrés.

RÉSULTATS

BILANS 1988-1990 ÉTABLIS À PARTIR DES FLUX D'ÉLÉMENTS MESURÉS ET CALCULÉS (TAB. II)

Les bilans montrent des pertes brutes en Ca de 7,3 kg ha^{-1} an^{-1}. Comme l'altération est très faible, les bilans nets en Ca sont de -7,1 kg ha^{-1} an^{-1}. Les pertes brutes en Mg sont de 0,9 kg ha^{-1} an^{-1}. L'altération calculée varie entre 0,3 et 1 kg ha^{-1} an^{-1}, en fonction des surfaces minérales altérables considérées. Les bilans nets en Mg sont donc de -0,6 à +0,1 kg ha^{-1} an^{-1}. Les pertes brutes mesurées en K sont de 9,3 kg ha^{-1} an^{-1}. L'altération libérerait 4 à 8 kg de K ce qui équivaut à un bilan net en K de -5,3 à -1,3 kg ha^{-1} an^{-1}.

Ces bilans suggèrent que les sols subissent encore actuellement des pertes importantes en cations échangeables bien qu'ils soient déjà fortement désaturés. Il a été estimé que ces pertes devaient être mesurables par comparaison des taux de saturation à 6 ans d'intervalle, vu les faibles réserves en éléments échangeables (BONNEAU *et al.*, 1991).

VARIATION DES TENEURS EN ÉLÉMENTS ÉCHANGEABLES DANS LE PEUPLEMENT ENTRE 1990 ET 1996

Le poids de litière n'a pas varié significativement entre 1990 et 1996 (au seuil de 5 %).

En 1990, le taux de saturation (S/T) des sols varie de 7,5 en surface à 5 en profondeur. Les éléments Ca, Mg, K échangeables ont des teneurs faibles, toujours inférieures à 0,8 méq/100 g. En 1990, les stocks dans la terre fine des 70 cm supérieurs du sol sont faibles, particulièrement ceux de Mg (40 kg.ha^{-1}) et de Ca (120 kg ha^{-1}). Les réserves de K échangeable sont plus élevées (540 kg ha^{-1}). En 1996, les concentrations en ions échangeables de la quasi totalité des prélèvements sont plus faibles qu'en 1990 (FIG. 1). Cette baisse est significative pour le Mn sur tout le profil, pour Ca et Mg sauf entre 0 et 10 cm et pour H seulement en profondeur. Les concentrations en K et Al ne changent pas significativement. La comparaison des taux de saturation des sols prélevés en janvier et mars 1996 ne montre pas de différence significative ($P < 0.05$).

Source : MNHN

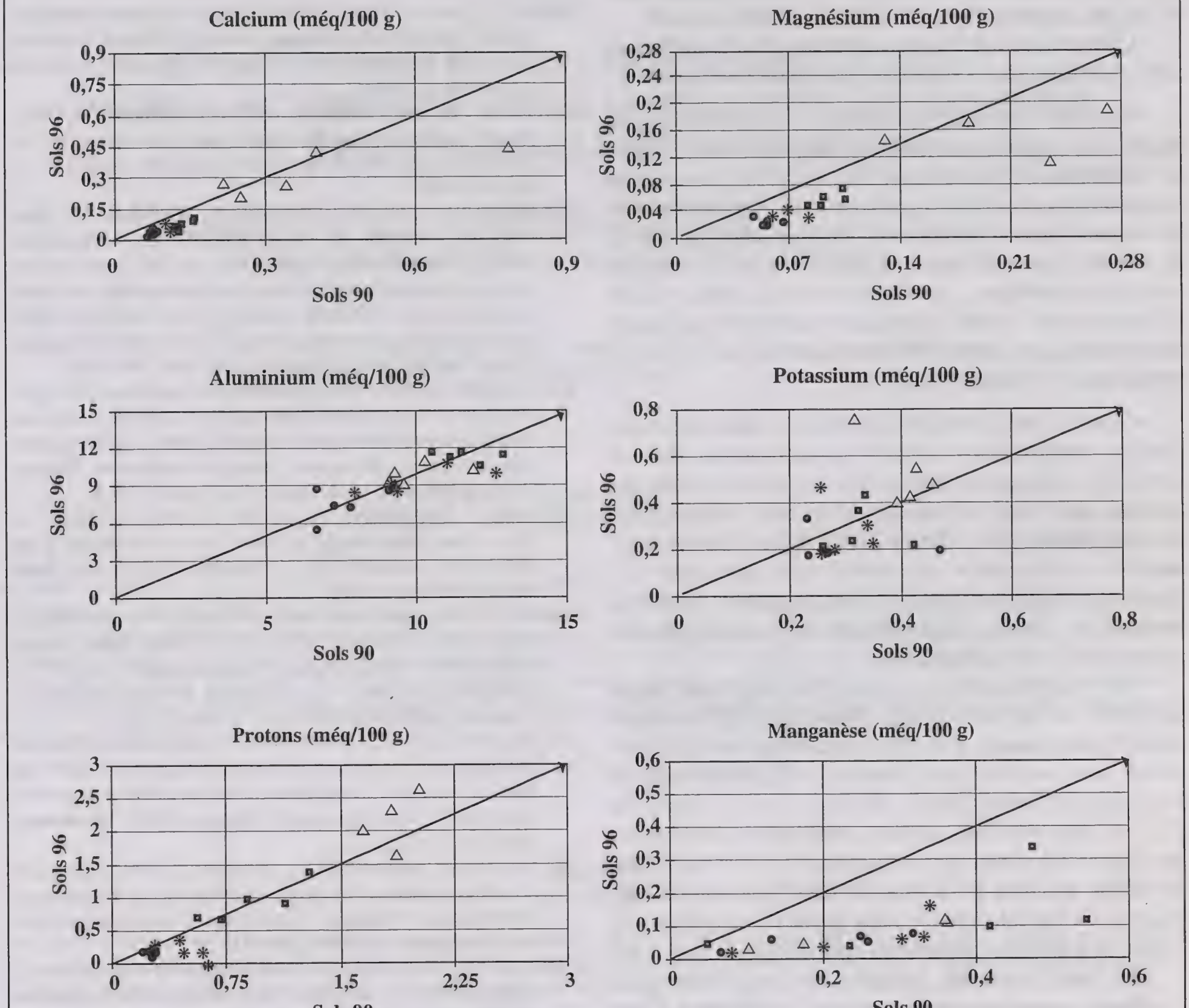


FIG. 1.– Variation des concentrations en cations échangeables entre 1990 et 1996 dans un peuplement d'épicéa de 90 ans.
Changes in exchangeable base cation concentrations between 1990 and 1996 in the soil of an old spruce stand.

COMPARAISON DES PERTES CALCULÉES PAR BILAN ET MESURÉES SUR LA CEC (TAB. II)

Les pertes en Ca calculées par les deux méthodes sont proches, ce qui concorde avec le faible apport de cet élément par altération. Par contre, les pertes en Mg calculées par les bilans minéraux sont faibles, tandis que celles mesurées sur la capacité d'échange sont élevées. Les bilans de K indiquent des pertes variables selon les estimations de l'altération. La stabilité du K échangeable s'accorderait avec les estimations hautes calculées pour l'altération.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Il est difficile de mettre en évidence une variation de taux de saturation avec certitude lorsqu'il est très bas (incertitudes liées à la mesure). Cependant, les différences mesurées entre 1990 et 1996 dépassent les erreurs analytiques et les variations saisonnières et démontrent que les teneurs en cations échangeables dans les sols du bassin versant diminuent. Les pertes calculées par la méthode des bilans, que l'on aurait pu imputer à une minéralisation de matière organique, s'avèrent donc exprimer, au moins pour une part

Source : MNHN

importante, cette désaturation. Ceci concorde avec la stabilité des poids de litière observée. Il n'est cependant pas exclu que la composition minérale de la litière ait varié.

L'importance des pertes diffère selon la méthode employée. Ceci peut s'expliquer pour plusieurs raisons :

• Le taux d'altération présenté a été calculé par un modèle qui suppose une libération congruente de Mg et K par altération. Or les pertes de Mg sur la CEC sont fortes comparées à celles de K. La libération de Mg pourrait être incongruente car le processus de transformation des micas en vermiculites (libérant le K et conservant Mg dans la structure cristalline) a probablement lieu dans ces sols (FICHTER *et al.,* 1996). Cependant, même une libération nulle de Mg par altération n'expliquerait pas les pertes importantes constatées sur la CEC.

• Dans les bilans, le paramètre immobilisation minérale dans la biomasse a été réduit à l'immobilisation dans le tronc. La croissance radiculaire devrait être prise en compte, mais nous ne disposons d'aucunes données dans des peuplements murs. Depuis 1991 à Aubure, le dépérissement de certains arbres a diminué de sorte que le prélèvement a sans doute augmenté. Les cations peuvent aussi être immobilisés dans la strate herbacée qui s'est développée récemment dans ce peuplement.

Ces immobilisations pourraient expliquer une partie des pertes en Mg échangeable. Mais elles impliqueraient alors d'autres sources de Ca que celles actuellement considérées : soit une plus forte libération de Ca par altération de l'apatite (seul minéral dont l'altération pourrait libérer du Ca) que celle calculée, soit une contribution significative des éléments grossiers qui n'a pas été prise en compte dans les bilans. En effet, UGOLINI *et al.* (1995) ont mesuré des réserves en Ca échangeable dans la fraction supérieure à 2 mm deux fois plus importantes que celles de la terre fine.

En conclusion, les résultats des deux méthodes employées concordent et démontrent l'acidification de ce sol. Les deux méthodes employées pour la mettre en évidence sont complémentaires. L'étude de la variation du taux de saturation est la plus aisée si les méthodes de prélèvement et d'analyse sont parfaitement répétés, mais elle ne renseigne pas sur les processus en cause. Les bilans minéraux sont très lourds à réaliser et les sources d'erreurs sont multiples mais ils permettent de quantifier le poids relatif de chaque facteur acidifiant. Cette acidification rapide de sols, déjà décrite par de nombreux auteurs à l'étranger (voir par exemple la synthèse de JOHNSON *et al.*, 1991), risque à terme de mettre en cause le bon fonctionnement des écosystèmes forestiers si des mesures compensatrices (chaulage, réduction des dépôts acides, limitation des enrésinements) ne sont pas mises en œuvre.

BIBLIOGRAPHIE

BIRON, P., 1992.– Le cycle de l'eau en forêt de moyenne montagne : flux de sève et bilan hydriques stationnels (Bassin versant du Strengbach à Aubure, Vosges). Thèse de Géographie, Université de Strasbourg : 244 p.

BONNEAU, M., DAMBRINE, E., NYS, C., RANGER, J., 1991.– Apports acides et cycles des cations dans les pessières du Nord Est de la France. Intérêts des bilans saisonniers. *Science du sol* 292 : 125-145.

DAMBRINE, E., RANGER, J., POLLIER, B., BONNEAU, M., GRANIER, A., CARISEY, P., LU, P., PROBST, A., VIVILLE, D., BIRON, P., GARBAYE, J., DEVEVRE, O., 1991.– Influence of various stresses on Ca and Mg nutrition of a spruce stand developed on acidic soil. *In* : TELLER, P., MATHY, P. & JEFFERS, J.N.R. (eds), *Responses of Forest Ecosystems to Environmental Changes.* Elsevier Applied Science, London & New York : 465-472.

EL GH'MARI, A., 1995.– *Étude minéralogique, pétrophysique et géochimique de la dynamique d'altération d'un granite soumis aux dépôts atmosphériques acides (bassin versant du Strengbach, Vosges, France) : Mécanismes, bilans et modélisation.* Thèse de Doctorat, Université Louis Pasteur, Strasbourg I : 199 p.

FICHTER, J., DAMBRINE, E., TURPAULT, M.P., RANGER, J., 1996.– Base cation supply in spruce beech ecosysthems of the Strengbach catchment (Vosges mountains, N-E France). *Water, Air, Soils Pollut.* (Soumis)

JOHNSON, D.W., CRESSER, M.S., NILSSON, S.I., TURNER, J., ULRICH, B., BINKLEY, D., COLE, D.W., 1991.– Soils changes in ecosystems : evidence for and probable causes. *In :* LAST, F.T. & WALTING, R. (eds), *Acidic deposition. Its nature and impacts.* Proceedings of the Royal Society of Edinburgh : 81-116.

LANDMANN, G., 1995.– Forest decline and air pollution effects in the french mountains : a synthesis. *In* : LANDMANN, G. & BONNEAU, M. (eds), *Forest decline and atmospheric deposition effects in the french mountains*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York : 82-119.

LE GOASTER, S., DAMBRINE, E., RANGER, J., 1991.– Croissance et nutrition minérale d'un peuplement d'épicéa sur sol pauvre. I- Évolution de la biomasse et dynamique d'incorporation d'éléments minéraux. *Acta Œcologica*, 12(6): 771-789.

LEFEVRE, Y., 1997.– Essai de mise en évidence d'une évolution récente du pH et de la teneur en bases échangeables de quelques sols forestiers des Vosges. *Annales des Sciences Forestières*, 54 : 483-492.

PROBST, A., DAMBRINE, E., VIVILLE, D. & FRITZ, B., 1990.– Influence of acid atmospheric inputs on surface water chemistry and minéral fluxes in a decline spruce stand within a small granitic catchment (Vosges massif, France). *J Hydrol.*, 116 : 101-124.

SVERDRUP, H. & WARFVINGE, P., 1988b.– Weathering of primary silicate minerals in the natural soil environment in relation to a chemical weathering model. *Water, Air and Soil Pollution*, 38 : 387-408.

THIMONIER, A., 1994.– *Changements de la végétation et des sols en forêt tempérée Européenne au cours de la période 1970-1990. Rôle possible des apports atmosphériques.* Thèse de Doctorat, Université Paris XI Orsay : 177 p.

UGOLINI, F.C., 1995.– *In* : Université de Florence (eds), *Role of exchange processes in controlling ion transport in forest soils and catchments.* Rapport CEC REPITISC : 256 p.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 411-415

LA DYNAMIQUE DU FONCTIONNEMENT MINÉRAL D'UNE PLANTATION DE DOUGLAS (*PSEUDOTSUGA MENZIESII FRANCO*) DANS LE BEAUJOLAIS*

Jacques RANGER [1], Renato MARQUES, Dominique GELHAYE, Séverine BIENAIME, Louisette GELHAYE, Benoît POLLIER & Waltraud KOERNER

INRA Centre de Nancy Equipe "Cycles biogéochimiques" 54280 Champenoux France.
(ranger@nancy.inra.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

NUTRIENT DYNAMICS IN A DOUGLAS-FIR STAND IN THE BEAUJOLAIS AREA, FRANCE.
Input-otput budgets of nutrients were calculated for the main stages of development and for the whole rotation of a Douglas-fir stand in the Beaujolais Mounts. Results show that the budgets were the most negative in the young stand and when the total biomass was harvested. Ca and Mg deficits cannot be compensated by weathering whatever the silvicultural scenario adopted but only a real measurement of weathering will validate this conclusion. The change of forest species appeared to be the most relevant parameter to explain the deficits. Extrapolation to a new Douglas-fir rotation is speculative but it was hypothesized that if the effect of species changing desappeared, the main parameter for soil fertility will be then the forest management.

KEY WORDS: Douglas - Biogeochemical cycle - Soil fertility - Major nutrients - Sustainability.

RÉSUMÉ
(travail original)

Des bilans entrées-sorties d'éléments nutritifs ont été réalisés pour les différents stades de développement et pour la révolution complète d'une plantation de Douglas dans le Beaujolais. Les résultats montrent que ces bilans sont les plus négatifs pour le jeune peuplement et pour une récolte intensive de la biomasse produite, et des pertes élevées de Ca et Mg pour la révolution complète, vraisemblablement non compensables par la seule altération des réserves minérales quel que soit le scénario choisi. La mesure de l'altération permettra de valider ces conclusions. Le changement d'essence semble être le facteur responsable des pertes élevées en première génération. L'extrapolation a une seconde génération est très spéculative mais il est vraisemblable que les pertes diminueront notablement et que les pratiques sylvicoles deviendront le paramètre décisif de la gestion de l'écosystème.

MOTS CLÉS : Douglas - Cycle biogéochimique - Fertilité des sols - Éléments majeurs - Gestion durable.

INTRODUCTION

Le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Franco) a été introduit en France vers le milieu du XIX[e] siècle. C'est actuellement l'une des premières essences utilisées pour le reboisement et couvre 350 000 ha. Le potentiel de croissance net du Douglas est important et estimé en moyenne à 13 $m^3.ha^{-1}.an^{-1}$ (BOUCHON, 1982), sans réelle distinction de station si l'on excepte les sols calcaires et hydromorphes et une limite altitudinale encore difficile à fixer. La sylviculture du Douglas est relativement intensive avec des révolutions de 60 à 70 ans et des éclaircies fréquentes. Le Douglas n'a cependant, en France, suscité que peu d'études approfondies permettant de juger des ses effets sur l'environnement : fertilité du sol et qualité des eaux de surface.

* Manuscrit reçu le 3 octobre 1996; version révisée acceptée pour publication le 1er septembre 1997.

Source : MNHN

Les principaux objectifs de cette recherche sont d'étudier la dynamique du fonctionnement minéral du sol au cours de la révolution forestière, d'effectuer un bilan de fertilité de ces plantations de façon à apporter finalement des données concrètes pour leur gestion.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Une chronoséquence de trois peuplements de Douglas de 20, 40 et 60 ans du massif forestier des Aiguillettes (commune de Vauxrenard, Rhône) situés dans des conditions écologiques identiques, a été sélectionnée.

SITUATION ÉCOLOGIQUE

La forêt est située à une altitude de 750 m. Le climat général est caractérisé par une pluviométrie moyenne annuelle de 1 000 mm et une température moyenne annuelle de 7 °C. La roche mère est un tuf volcano-sédimentaire du Dévono-Dinantien, assez riche en Ca (1,4 %) et Mg (1,2 %). Les sols sont des Alocrisols.

CARACTÉRISTIQUES DES PEUPLEMENTS

Ces peuplements appartiennent à la classe 1 de fertilité, en référence à la table de production de DECOURT (1967). Ils sont bien-venants, productifs (20,8 $m^3.ha^{-1}.an^{-1}$ entre 20 et 40 ans et 17,1 entre 40 et 60 ans) et ne présentent pas de problèmes d'alimentation minérale.

MÉTHODOLOGIE

Les méthodologies pour quantifier les réserves d'éléments dans les sols, le contenu minéral de la biomasse et les transferts entre compartiments de l'écosystème ont été décrites en détail par RANGER *et al.*, 1995 ; MARQUES & RANGER, 1996 ; MARQUES *et al.*, 1996.

• **LES SOLS** : 7 profils ont été décrits et échantillonnés par peuplement pour les paramètres physiques, physico-chimiques et chimiques conformément aux protocoles décrits par BONNEAU & SOUCHIER (1979).

• **LA BIOMASSE ET LA MINÉRALOMASSE DES PEUPLEMENTS** : ont été estimés par la méthode "des tarifs" reliant la biomasse ou la minéralomasse d'un compartiment à un paramètre dendrométrique facilement mesurable.

• **LES TRANSFERTS SOLIDES** : les retombées de litière et d'éléments associés sont évaluées à partir de 20 pièges par peuplement relevés tous les 3 mois.

• **LES TRANSFERTS EN SOLUTION** : des pluviomètres hors et sous-couvert sont utilisés pour estimer les apports atmosphériques totaux, la récrétion et l'absorption foliaire ; des plaques lysimétriques sans tension insérées à 0 (sous la litière), 15, 30, 60 et 120 cm de profondeur (uniquement dans les peuplements de 40 et 60 ans pour 120 cm), permettent de collecter les solutions gravitaires. Un modèle hydrique est utilisé pour quantifier les flux d'eau et d'éléments minéraux dans les sols (VILLETTE, 1995 ; MARQUES *et al.*, 1996).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

STOCKS ET FLUX DANS L'ÉCOSYSTEME

La biomasse et le contenu minéral des peuplements

L'évaluation de la biomasse et du contenu minéral d'un peuplement forestier, pour les compartiments majeurs (feuilles, branches, tronc), et pour les principaux stades de son développement, permet d'une part de quantifier la dynamique d'immobilisation et d'autre part d'évaluer l'effet de scénarios d'exploitation forestière sur les exportations d'éléments nutritifs lors des récoltes.

Les résultats montrent i) que la répartition de la biomasse et des éléments nutritifs est très différente entre le tronc et le houppier et que ii) cette distribution varie fortement avec l'âge du peuplement. La forte proportion du houppier dans la biomasse du jeune peuplement et les teneurs relativement élevées en éléments nutritifs de tous ses compartiments sont à l'origine de ces différences.

Des simulations de scénarios sylvicoles montrent que sur une base de temps comparable, les exportations liées à la récolte du tronc seul sont relativement proportionnelles à la biomasse exportée pour exploitation de peuplements jeunes (< 40 ans) et que ces exportations tendent ensuite à être constantes. Quand la récolte concerne l'arbre entier, alors l'allure des exportations est tout autre et devient proportionnelle à la quantité de houppier récolté. L'effet de la longueur des révolutions et de l'intensité de la récolte est très bien mis en évidence par ces mesures (WELLS & JÖRGENSEN, 1979).

La réserve des sols

Les sols présentent une texture équilibrée, avec une charge en éléments grossiers augmentant généralement avec la profondeur. Ils sont acides avec un pH variant de 4,1 à 4,4 des horizons A aux horizons B, conduisant à des taux de saturation en cations "basiques" toujours très faibles et le plus souvent inférieurs à 20 %. L'aluminium échangeable occupe par conséquent une très large part des sites d'échange. La prospection racinaire se fait surtout dans les 50 premiers centimètres du sol.

La variabilité intra-placette dépend des peuplements ; dans les peuplements de 40 et 60 ans elle apparaît essentiellement liée à un profil particulier. La variabilité inter-placettes est significative et porte plus particulièrement sur Ca et Mg échangeables. Les études détaillées réalisées sur cet écosystème conduisent aux conclusions suivantes :

• les sols sont développés sur une même roche mère mais ont subi des colluvionnements qui perturbent l'homogénéité recherchée,

Source : MNHN

• l'histoire de l'occupation des sols a un effet très important sur leur fonctionnement actuel (FEGER, 1988) : le sol du peuplement de 40 ans, dont le passé forestier est le plus long, présente le taux de saturation le plus faible.

Cette variabilité intra-peuplement devra être prise en compte autant que faire se peut dans les interprétations.

Les réserves échangeables de tels sols sur 120 cm de profondeur sont relativement limitées (de 200 à 600 kg de Ca, de 50 à 150 kg de Mg, de 300 à 350 kg de K).

Les éléments en solution

• les apports atmosphériques totaux (pluie et dépôts secs),

Les apports atmosphériques totaux sont moyennement élevés avec 19 kg d'azote (absorption foliaire non comprise estimée à 3 à 8 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ en fonction des peuplements), 11 kg de soufre, 6 kg de calcium et 0,7 kg de magnésium en moyenne pour les 3 peuplements.

Les apports d'azote ont des effets complexes, fertilisant d'une part, vecteur de drainage de cations d'autre part, s'il n'est pas prélevé. L'apport de cations nutritifs (Ca et Mg) est toujours positif.

Les variations saisonnières sont marquées.

• le transfert dans les sols :

Les solutions gravitaires sont acides (pH 4 à 5) et leur charge ionique est de l'ordre de 1 000 $mmol_c.L^{-1}$ dans les peuplements de 40 et 60 ans et de 1 300 $mmol_c.L^{-1}$ pour le peuplement de 20 ans, en moyenne et sur 60 cm de profondeur (cette charge augmente dans l'horizon profond 120 cm). Les ions dominants sont toujours NO_3^-, Al^{3+} et Ca^{2+} (FIG. 1). Les fluctuations saisonnières résultent surtout des mécanismes de production-consommation d'azote. Le fonctionnement du sol est fortement dépendant de la nitrification résiduelle qui génère de l'acidité dans le système. C'est dans le peuplement de 20 ans qu'elle est la plus importante. Il est impossible de trancher quant aux rôles respectifs du stade de développement du peuplement et du poids de l'histoire de l'occupation des sols dans la minéralisation de la matière organique.

• Le jeune peuplement est installé sur un sol légèrement plus riche que les autres peuplements et peut ainsi présenter une minéralisation plus élevée.

• Le jeune peuplement absorbe le plus d'azote atmosphérique (8 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$), conduisant pour partie à la diminution de l'absorption de l'azote minéral du sol et par là même à une nitrification résiduelle élevée (BONNEAU *et al.*, même volume).

• La nitrification résiduelle tend à être la plus forte dans les peuplements boisés le plus récemment (20 et 60 ans).

L'association de ces résultats qualitatifs aux résultats du bilan hydrique calculé pour ces peuplements permet de quantifier les transferts dans les sols.

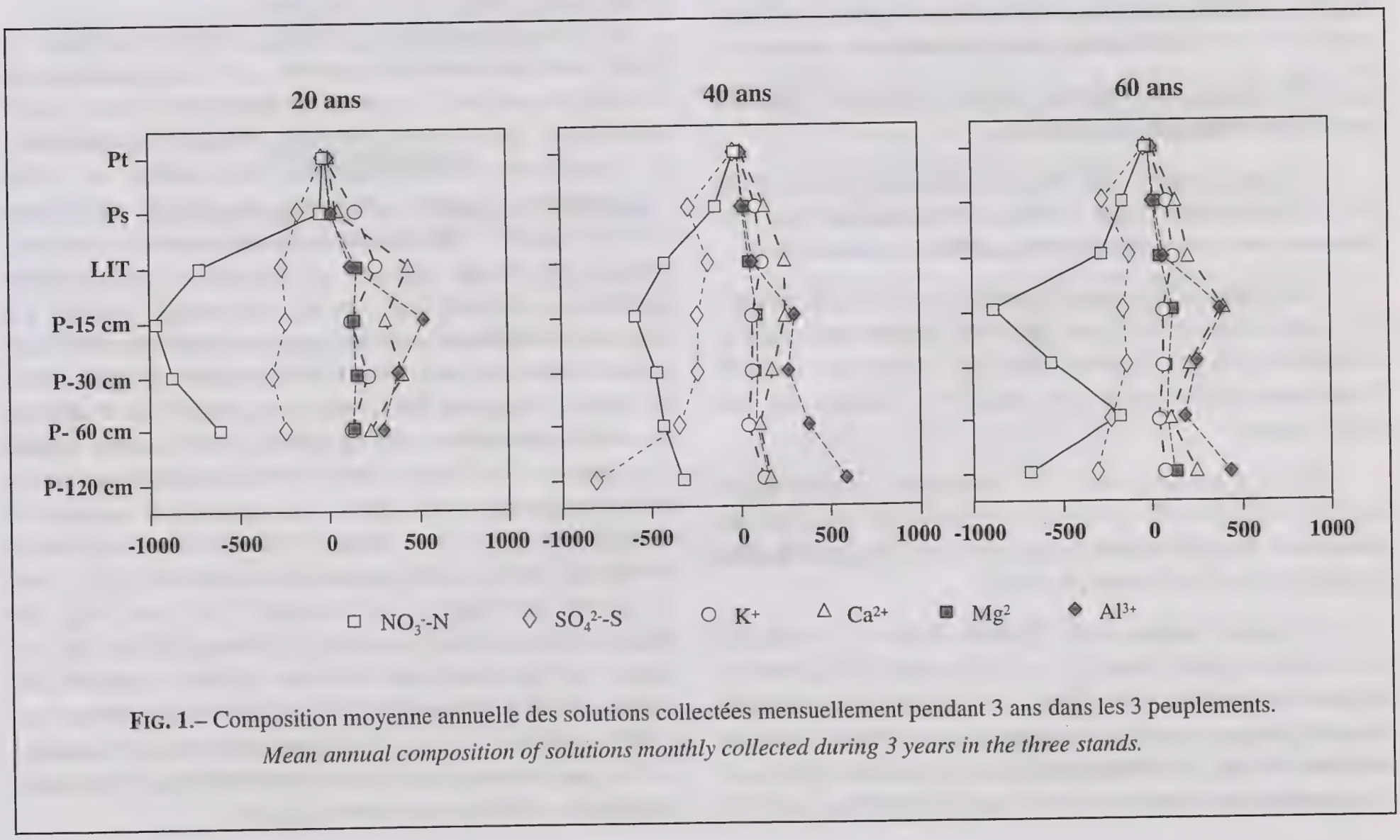


FIG. 1.– Composition moyenne annuelle des solutions collectées mensuellement pendant 3 ans dans les 3 peuplements.

Mean annual composition of solutions monthly collected during 3 years in the three stands.

Source : MNHN

TABLEAU I.– Bilan entrées-sorties pour une révolution de Douglas de 60 ans (données en kg par ha sauf altération en kg. $ha^{-1}an^{-1}$).
Input-output nutrient budgets for a 60-year Douglas-fir rotation (data in kg per ha, except weathering expressed in kg. $ha^{-1}yr^{-1}$).

	RÉCOLTE DU TRONC SEUL					RÉCOLTE DE LA BIOMASSE TOTALE				
	N	P	K	Ca	Mg	N	P	K	Ca	Mg
Apports atmosphériques totaux	1141	98	208	340	61	1141	98	208	340	61
Éléments de la biomasse	405	33	197	263	35	850	71	345	648	72
Drainage à 60 cm	1408	26	706	740	322	1408	26	706	740	322
Drainage à 120 cm	1522	20	1004	850	372	1522	20	1004	850	372
Bilan entrée-sortie à -60 cm	-672	-39	-695	-663	-296	-1117	+1	-839	-1048	-333
Altération pour compenser les pertes			-11,6	-11,0	-4,9			-14,0	-17,5	-5,6
Bilan entrée-sortie à 120 cm	-786	+45	-993	-773	-347	-1231	+7	-1137	-1158	-383
Altération pour compenser les pertes			-16,6	-12,9	-5,8			-19,0	-19,3	-6,4
Éléments assimilables sur 1,20 m (1) (2)		420	975	560	225		420	975	560	225
Éléments totaux sur 1,20 m (1) (2)	8500	2350	360000	10200	66600	8500	2350	360000	10200	66600

(1) concerne le sol du peuplement de 60 ans (2) horizon holorganique inclus

LES BILANS ENTRÉES-SORTIES DE L'ÉCOSYSTÈME

Le bilan s'écrit : bilan = (apports atmosphériques + altération) - (immobilisation dans la biomasse + pertes par drainage). Le flux d'éléments libéré par altération n'étant pas actuellement mesuré, le bilan ne le prend pas en compte dans un premier temps et permet alors d'évaluer le flux d'altération nécessaire à la stabilité de l'écosystème (TAB. I). Seule la mesure permettra de juger de cette stabilité. Les bilans entrées-sorties des éléments nutritifs majeurs réalisés pour les différents stades de développement de cette plantation montrent les tendances suivantes :

• Ils sont le plus souvent négatifs pour des éléments aussi importants que N, Ca et Mg.

• Ils sont d'autant plus négatifs que l'on a affaire à des jeunes peuplements et que l'exploitation de la biomasse produite est plus importante (récolte partielle *vs* récolte totale).

• Le bilan estimé pour la révolution complète indique des pertes élevées de Ca et Mg non compensables par la seule altération des réserves minérales, et ceci quel que soit le scénario choisi, mais ceci doit être confirmé par une réelle mesure.

• Il n'y a pas de grande différence entre le bilan établi sur 60 cm ou sur 120 cm de sol ; les pertes par drainage ont tendance à être plus élevées dans le second cas, mais le flux d'altération est également plus fort.

La minéralisation nette d'azote observée *in situ* est forte, en particulier dans le jeune peuplement. Elle est excédentaire et conduit à une libération importante de protons dans le milieu, qui génère altération des minéraux et desaturation du sol. La déstabilisation de la matière organique accumulée sous une autre association végétale, serait à l'origine de ces pertes. Ainsi, ce sont plus les pertes par drainage que celles occasionnées par la récolte de biomasse qui conduisent au bilan négatif observé. Ces pertes ne dépendent donc que peu de la gestion des peuplements.

Les pertes liées à la première révolution sont en tout état de cause très significatives par rapport au stock disponible puisqu'elles sont du même ordre de grandeur. Cette plantation bien venante et de forte production a induit de fortes perturbations à l'écosystème en particulier au cours de sa phase initiale de développement.

Ce qui se passera par la suite est très spéculatif. Si la phase initiale de développement de la seconde génération de Douglas engendrait à nouveau une forte perturbation, la fertilité du sol s'en trouverait fortement affectée et la diminution de la production serait inéluctable. Si on admet que l'effet "changement d'essence" disparaît en seconde génération, seul subsisterait l'effet "stade de développement du peuplement", qui devrait toujours se caractériser par un bilan d'autant moins négatif que le peuplement vieillit. La contrainte au sol serait nettement moins importante, et l'aménagement durable serait alors réellement dépendant du mode de gestion : longueur des révolutions, intensité de la récolte, mode de régénération principalement. Une rotation longue avec une récolte du bois de tronc devrait conduire à des pertes tolérables puisque si les apports atmosphériques compensent au moins les pertes par drainage, l'altération ne devant alors compenser que l'immobilisation (éclaircies comprises) soit 4,5 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ pour Ca et 0,6 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ pour Mg. Ces chiffres montrent que Ca restera l'élément limitant du système. C'est d'ailleurs souvent le cas comme le montrent les travaux de VAN MIEGROET & COLE (1984), FEDERER *et al.*, (1989) ou RICHTER *et al.*, (1994) bien que les vraies carences en Ca sont très rares chez les arbres forestiers ; le calcium a cependant un rôle indirect très important.

Source : MNHN

CONCLUSIONS

Les résultats obtenus dans cette étude sont suffisamment précis pour conduire à des conclusions fiables pour ce qui concerne les peuplements actuels pris individuellement. L'extrapolation pour la révolution complète n'est pas réellement hasardeuse malgré quelques différences entre les trois sites.

Le caractère durable de la production forestière dépend essentiellement de l'effet introduction d'une essence nouvelle pour ce qui concerne la première génération de Douglas. L'aménagement prendra plus d'importance dans les générations suivantes.

L'intérêt de cette approche réside dans la mise en évidence de la dynamique du fonctionnement des écosystèmes forestiers au cours de la révolution forestière, très rarement prise en compte.

L'extrapolation à une future génération de Douglas est très spéculative : des scénarios opposés peuvent être proposés sans possibilité de trancher définitivement.

La longévité des essences forestières est un obstacle permanent à la connaissance de ces écosystèmes. Seule une mise en réseau des observations dans différents écosystèmes et le suivi à très long terme d'écosystèmes observatoires, devraient permettre de lever les incertitudes sur le caractère durable d'une gestion forestière (DYCK *et al.*, 1992).

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par la Direction de l'Espace Rural et de la Forêt (DERF) du Ministère de l'Agriculture et par le Ministère de l'Environnement.

BIBLIOGRAPHIE

BONNEAU, M. & SOUCHIER, B., 1994.– *Pédologie. II Constituants et propriétés des sols*. Masson Ed. 665 p.

BONNEAU, M., COLIN-BELGRAND, M., DAMBRINE, E., JUSSY, J-H., NYS, C., & RANGER, J., 1977.– Cycle de l'azote dans les forêts de montagne. Écologie (ce même volume).

BOUCHON, J., 1982.– Potentialités du Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) en France. *C.R. Acad. Agr.* : 441-449.

DECOURT, N., 1967.– Le Douglas dans le Nord-Est du Massif Central. *Ann. Sci. For.,* 24, 1 : 45-84.

DYCK, W.J., COLE, D.W. & COMERFORD, N.B., (eds) 1992.– *Impacts of forest harvesting on long-term site productivity.* Chapman & Hall. publ. London : 200.

FEDERER, C.A., HORNBECK, J.W., TRITTON, L.M., MARTIN, C.W., PIERCE, R.S. & SMITH, C.T., 1989.– Long-term depletion of calcium and other nutrients in eastern US forests. *Environmental Management* 13, 5 : 593-601

FEGER, K.H., 1988.– Historical changes in catchment use. *In* : H. BARTH (Editor), *Effects of land use in catchments on the acidity and ecology of natural surface waters.* CEC, Air pollution report, 13 : 65-74.

MARQUES, R. & RANGER, J., 1997.– Nutrient dynamics in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) stands on the Beaujolais Mounts (France). 1- Qualitative approach. *Forest Ecology and Management,* 91 : 255-277.

MARQUES, R., RANGER, J., VILLETTE, S. & GRANIER, A., 1997.– Nutrient dynamics in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) stands on the Beaujolais Mounts (France). 2 Quantitative approach. *Forest Ecology and Management*, 92 : 167-197.

RANGER, J., MARQUES, R., COLIN-BELGRAND, M., FLAMMANG, N. & GELHAYE, D. 1995.– The dynamics of biomass and nutrient accumulation in a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stand studied using a chronosequence approach. *Forest Ecology and Management*, 72 : 167-183.

RICHTER, D.D., MARKEWITZ, D., WELLS, C.G., ALLEN, H.L., APRIL, R., HEINE, P.R. & URREGO, B., 1994.– Soil chemical change during three decades in an old-field loblolly pine (*Pinus taeda* L.) ecosystem. *Ecology,* 75 (5) : 1463-1473.

VAN MIEGROET, H. & COLE, D.W., 1984.– The impact of nitrification on soil acidification and cation leaching in a Red Alder ecosystem. *J. Environ. Qual.,* 13, 4 : 586-590.

VILLETTE, S., 1994.– *Etablissement du bilan hydrique sur une chronoséquence de peuplements de Douglas (Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco) du Beaujolais. Essai de modélisation*. Stage 3e année ENESA Dijon. 50 p + annexes.

WELLS C.G. & JORGENSEN J.R., 1979.– Effect of intensive harvesting on nutrient supply and sustained productivity. *In Proceedings of the symposium "Impact of intensive harvesting on nutrient cycling"*, State University of New York, College of Environmental Science and Forestry, School of forestry, Syracuse NY. 212-230.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 417-421

DENDROCLIMATOLOGICAL SYNTHESIS ON MOUNTAIN PINE (*PINUS UNCINATA* MILL. EX MIRB.) IN THE PYRENEES AND THE ALPS*

Christian ROLLAND & Jeanne FLORENCE-SCHUELLER

Centre de biologie alpine, Laboratoire " écosystèmes alpins ", Université Joseph Fourier, BP 53, F- 38 041 Grenoble Cedex 9.

SUMMARY
(original scientific paper)

*The main dendroclimatical results obtained on the mountain pine (*Pinus uncinata *Mill. ex Mirb.) during the last 20 years in the Pyrenees and in the Alps in 49 forests located in France and in Spain are gathered. A synoptic table summarises the climatic behaviour of this species.*

KEY WORDS: Dendroclimatology - *Pinus uncinata* - Growth - Climate - Alps - Pyrenees.

RÉSUMÉ
(travail original)

SYNTHÈSE DENDROCLIMATOLOGIQUE DU PIN À CROCHETS DANS LES PYRÉNÉES ET LES ALPES.
*L'essentiel des résultats dendroclimatologiques obtenus durant les 20 dernières années sur le comportement du Pin à crochets (*Pinus uncinata *Mill. ex Mirb.) dans les Pyrénées et les Alpes est comparé dans 49 forêts situées en France et en Espagne. Un tableau de synthèse résume le comportement de cette essence vis-à-vis du climat.*

MOTS CLÉS : Dendroclimatologie - *Pinus uncinata* - Croissance - Climat - Alpes - Pyrénées.

INTRODUCTION

Our dendroecological studies on the mountain pine have been carried out to analyse the ecological behaviour of this species in field conditions. The *influence of monthly climate on tree rings* was analysed using both ring-widths (FLORENCE-SCHUELLER & ROLLAND, 1995 ; ROLLAND & SCHUELLER, 1995a ; ROLLAND & SCHUELLER, 1996 ; ROLLAND, 1997), and earlywood or latewood densities (ROLLAND & SCHUELLER, 1994) with Polge's radio-densitometrical method.

All these studies were achieved in various sites in France, in the two main parts of its natural area:

- The **Pyrenees**, in Capcir and Cerdagne (in the dry internal part).
- The **Alps**:
  – In Briançonnais and Queyras (which is the driest internal area)
  – In Vercors (in the more rainy external Alps)
  – In Belledonne (between the two former regions).

Our purpose is to synthetically gather the main results obtained in our researches on the dendroclimatology of *Pinus uncinata*, and to compare them with those published by some other authors, either in the AlpsPETITCOLAS, 1993 ; TESSIER *et al.*, 1993), or in the Spanish Pyrenees near our analysed forests (CREUS & PUIGDEFABREGAS, 1976 ; GÉNOVA FERNANDEZ, 1987 ; GUTIÉREZ, 1991 ; RUIZ-FLAÑO, 1988).

METHODOLOGY OF SYNTHESIS

A synoptic table gathers all the main results (TAB. I): Each row describes one sampled forest, and this table is divided into 8 groups of columns.

- The *bibliographical* source of data, with 13 bibliographical reference numbers.

* Manuscrit reçu le 7 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 4 octobre 1997.

Source : MNHN

Biblio. Ref. N°	▼	Area Country	Region	Sampled forests Site conditions Site name	Altitude m	Rock	Exp	Slope °	Chronologies Cores	Period	Length years	Tree Dominant Mean ring width H. m	Age	growth height (mm) Ring ± s , at 100 y.		MS, R1 Mean values MS	R1	Response to climate (- negative, + positive influences) Precipitations Year (n-1) j f m a m j j a s o n d	Year (n) J F M A M J J A S	Mean temperature Year (n-1) j f m a m j j a s o n d	Year (n) J F M A M J J A S
1		FRANCE ALPS Internal	Briançonnais	Alberts	1390-1400		S	12 to 15	12	1794-1989	195	9,6	157,7	0,411 ± 0,217	0,36	0,219	0,676	- + +	+	+ + +	-
2				Bauches	1500			11 to 15	18	1835-1989	154	13,2	124,5	0,712 ± 0,413	0,53	0,209	0,744	- - - + +	- +	- - +	+
3				Maratra	1550-1560	M		20 to 27	18	1825-1989	164	12,5	139,1	0,521 ± 0,342	0,30	0,209	0,791	+ + -	- + + -	+ - -	+ + + +
4				Plampinet	1570-1580	Ca		15 to 28	18	1789-1989	200	14,1	152,1	0,723 ± 0,417	0,50	0,203	0,718	+ + + -	- - -	- + +	+
5				Péméant	1950-2000		N	16 to 19	18	1749-1988	240	20,7	216,3	0,639 ± 0,353	0,61	0,182	0,774	+ + + + + + +	+ + - - + +	- - + +	
6			Briançonnais	Blétonnet	2000-2020			18 to 23	18	1765-1988	224	19,1	198,8	0,685 ± 0,492	0,54	0,183	0,848	+ + + + + -	+ + - - + +	- + + - - + +	
7				Infernet 1	1980-1990			30	18	1769-1989	220	16,3	172,1	0,812 ± 0,503	0,52	0,224	0,734	- + + - +			
8	13			Infernet 2	1990		S	25 to 29	18	1766-1988	223	15,6	181,6	0,731 ± 0,400	0,59	0,215	0,702	- - + + -	- - - - - +		
9				Croix de Toulouse	2010-2030			27 to 31	17	1768-1988	221	16,5	143,1	0,793 ± 0,416	0,59	0,213	0,655	+ + +	- - - + +	- -	
12				Granon 1	2060-2070			4 to 24	18	1814-1988	175	13,1	137,1	0,841 ± 0,531	0,44	0,202	0,791	+ + + + -	- - - + + -		+
13				Granon 2	2060-2080	Si	S	18 to 25	18	1779-1988	210	11,9	123,2	0,802 ± 0,376	0,61	0,193	0,675	+ - + + + + -	+ + + - - + +		
10				Jalavez 1	1970			20 to 28	18	1781-1988	208	15,1	142,6	0,973 ± 0,493	0,80	0,201	0,733	+ + + + -	- - - + +	-	
11			Queyras	Jalavez 2	1970-2000			20 to 25	18	1803-1988	186	14,1	152,5	0,917 ± 0,472	0,71	0,198	0,713	- + + + + -	- - - +		-
14				Essellières 1	1910-1920		N	30 to 35	18	1798-1988	191	12,4	129,2	0,825 ± 0,345	0,71	0,172	0,696	+ - - - + +	+ + - -		-
15				Essellières 2	1860			23 to 29	18	1776-1988	213	13,6	178,7	0,709 ± 0,442	0,60	0,182	0,796	+ - - + +	+ +	+ +	-
16	12		Briançonnais	Bois de l'Ours	1870-2130	Ca	S	20 to 25	36	1824-1984	161	20	109	1,497 ± 0,59	1,06	0,194	0,58	- - +	- -	+	
17			Belledonne	Lac Achard	1980-2020	Si	SW	10 to 20	36	1750-1989	240	9	145	0,950 ± 0,391	0,67	0,229	0,54	- + +	+		
18	18		Belledonne		nc	Si	nc	nc	17 x 3	nc	nc	nc	nc	nc	nc	nc	nc	- - +	+ + -	+	
19	9	Ext enal	Taillefer	Salières 1	1650	Si	S	30	14 x 3	1910-1989	> 80	nc	nc	0,9	nc	0,153	nc	+ + + - +			
20				Salières 2	1900	Si	W	25	10 x 3	1910-1989	> 80	nc	nc	0,45	nc	0,186	nc	- + + +	+ -		
21	12		Vercors	Villard de Lans	1760-1820		W	10 to 35	36	1750-1989	240	10	149	0,865 ± 0,327	0,72	0,217	0,52	+ + + + + + + -	+ - - +	-	- -
22	14			Hauts-Plateaux	1570-1700	Ca	E	5 to 30	200	1847-1993	147	8,8	64	0,226 ± 0,100	0,94	0,275	0,349	- + + + - - + +	+	+	+
23	11			Corrençon	1350-1400		NO	17 to 25	15	1837-1993	156	14,2	90	0,118 ± 0,508	0,75	0,24	0,479	- + + -	-		
24	3			Osséja	1850-2075		N	nc	25	1817-1991	175	22	146	0,118 ± 0,786	0,75	0,246	0,675	+ + + + + - +	+ +	+	+ -
25				Font-Romeu	1780-2120			nc	150	1921-1984	64	18	55	0,166 ± 0,699	0,99	0,241	0,408	- - + - + -	+	- - + + - +	- - +	+
26			Pyrenees Ori.	Font-Romeu TRW	1780-2120	Si	S	nc	46	1878-1985	107	17	62	0,150 ± 0,616	0,6	0,221	0,545	- + - - +	- - +	+ +	+ +
27	10			Font-Romeu MinD	1780-2120			nc	46	1878-1985	107	17	62	Dn= 291 ± 041	250 g/dm3	0,108	0,234	+	+ +	- -	
28				Font-Romeu MaxD	1780-2120			nc	46	1878-1985	107	17	62	Dx= 683 ± 103	683 g/dm3	0,123	0,241	- + + + +	+	- - + +	+ +
29	8			Aigues Tortes	2300-2400	Si	S SW	nc	20	1302-1989	688	nc	nc	0,922 ± 0,245	nc	0,220	0,760	+ - + + - - +	- - - + + +	- + +	
30				Ingla	1860			36	26	nc	183	nc	nc	Sd=0.23	nc	0,22	0,41	+ + + + + - + +	- - - + + -	+ - + -	-
31				Moixero	1954		N	30	30	nc	141	nc	nc	Sd=0.24	nc	0,2	0,34	+ + + - + +	+ - - - - -	- -	-
32				La Molina	1790			28	32	nc	105	nc	nc	Sd=0.23	nc	0,19	0,6	+ + + + - - + + -	+ - - + - - + +	-	
33	6		Pre-Pyrenees	Pedraforca	1680	nc		32	26	nc	141	nc	nc	Sd=0.21	nc	0,16	0,71	- + + - + - -	+ - - + - + -	-	
34				Pedregossa	2066			28	18	nc	169	nc	nc	Sd=0.20	nc	0,21	0,23	+ - + - - -	+ - - - + + -	+	-
35				Greixa	1745		S	16	18	nc	122	nc	nc	Sd=0.30	nc	0,2	0,72	+ + - + + -	+ - - + - -	-	-
36		SPAIN PYRENEES		Coll de Pal	1960			23	18	nc	90	nc	nc	Sd=0.26	nc	0,21	0,46	+ - - -	- - + + -	-	
37	2		Pyrenees	Larra	1800	nc	N-S	nc	8	1719-1974	256	nc	nc	0,41	nc	0,236	0,57	+ +	- - + +		
38				Vinuesa	1850-1950	nc		nc	2 x 20	nc	nc	nc	88	nc	nc	0,197	0,48	- - - - + +	- - + +		+
39	15		Central Pyr.	Coronas	2000-2150	nc	N-S	nc	2 x 20	nc	nc	nc	80	nc	nc	0,192	0,69	+ + + + + +	- - + +		
40				Aigualluts	1950-2050	Si		nc	2 x 20	nc	nc	nc	52	nc	nc	0,201	0,64	+ + + +	+ - -	+ + - -	
																		Precipitations		Maxi/mini temperature	
																		Season: Sum Aut Win Spr Sum Aut		Season: Sum Aut Win Spr Sum Aut	
41			Sp. Pyrenees	Molina	1730-1790		N	12 to 33	13	1912-1983	72	nc	nc	1,649	nc	0,246	0,754	+ +		+ - + + + + + +	+ +
42			Sp. Pyrenees	Masella	2120-2215	Ca		16 to 38	27	1858-1983	126	nc	nc	1,289	nc	0,244	0,757	+ +		- - + +	+
43	4		Sp. Pyrenees	Port del Compte	2030-2250		S-N	15 to 30	21	1750-1983	234	nc	nc	0,929	nc	0,214	0,741	- -		+ + - + +	
44			Sp. Pyrenees	Maranges	2148-2260			47 to 28	10	1853-1982	130	nc	nc	1,804	nc	0,189	0,741	+ - + - + + -	+ + - + + -	+ - + -	
45			Sp. Pyrenees	Viella inférieur	1750-1830		S	14 to 24	13	1836-1983	148	nc	nc	1,892	nc	0,174	0,912	- - + + + + +	- + + +		
46			Sp. Pyrenees	Viella milieu	1980-2052	Si		20 to 45	12	1842-1983	142	nc	nc	1,391	nc	0,183	0,889	+ - + - + - +	+ + + + +		
47			Sp. Pyrenees	Viella supérieur	2120-2220		S-SO	28 to 43	29	1548-1983	436	nc	nc	0,848	nc	0,222	0,782	- + + - + + -	+ +		
48			Sp. Pyrenees	Ceborella	2120-2190		=	=	24	1662-1984	323	nc	nc	0,863	nc	0,201	0,777	+ - - + + -	- - + + +		
49			Sp. Pyrenees	Vinuesa (P sylv.)	1830-1925		SO	7 to 22	30	1720-1984	265	nc	nc	1,76	nc	0,209	0,803	+ - + -	+ + +		

Tableau I.– Synthèse dendroclimatologique de *P. uncinata*

TRW = Tree-ring widths (mm).
MinD = Minimum earlywood density (g/dm3).
MaxD = Maximum finalwood density (g/dm3).

M = Mountain level
S = Subalpine level

Ca = Calcareous
Si = Siliceous

nc =Value not calculated.

= No significant climatic response during this month.
- = Negative influence of climate on tree rings.
+ = Positive influence of climate on tree rings.

= Response not calculated for this month.

Source : MNHN

• The *site*, with the name of the forest, the country (France or Spain), the mountain (internal- or, external-Alps, Central - or Pre-Pyrenees) and the region.

• For each forest, the *field conditions* are mentioned: the exposure, the kind of bedrock (calcareous / siliceous), the altitude level (m) divided into 2 groups (mountain / sub-alpine) and the slope (in degrees).

• The characteristics of the *ring chronologies* are given, such as their extreme years and the length of the period.

• Data on *tree growth* are also provided: the mean dominant tree heights (in meters), the mean ring-widths (MRW) of all the cores (in mm, with the standard deviation) and the MRW at 100 years old. Minimum and maximum wood densities are expressed in g/dm^{-3} (MaxD, MinD).

• The *influence of climate*, described by the mean sensitivity to climate (MS) and the first autocorrelation coefficient of the chronology ($< R_1 >^2$) (GUITER, 1975). The ring-width variance is also given in the previous column since MS is sometimes difficult to analyse (STRACKEE & JANSMA, 1992).

• The tree-ring response to the total monthly *precipitation*.

• The tree-ring response to the mean monthly *temperature*. The negative and positive significant correlation coefficients are respectively indicated by (+) and (-).

Other data are sometimes also available, such as the responses to minimum and maximum temperatures or to the insulation, or details on tree growth, but they will not be discussed here.

In this article, the influence of the complete previous year is analysed (with 12 months), with these of the 9 first months of the current year during ring formation (from January to October). However, other authors may have used different methods for the calculation of the response functions. Thus, we always use monthly data separately, whereas GÉNOVA-FERNANDEZ (1987) gathered the studied months three by three, or RUIZ-FLAÑO (1988) two by two. These authors and CREUS & PUIGDEFABREGAS (1976) have also used a shorter climatic window with fewer months. Consequently, the squares in the synoptic table are hatched (nc) when results are not available.

RESULTS AND DISCUSSION

Despite these small methodological drawbacks, this compilation of many sites provides interesting comparisons on the mountain pine dendroclimatology, with various spatial scales ranging from short distance to hundred km. Among the 49 sites, 23 forests are located in the Alps and 26 in the Pyrenees. Thus, several important results can be brought out:

• The mean sensitivities to climate are high enough to ensure a *clear response to yearly climatic fluctuations*.

• The autocorrelation coefficients are usually high, and the *previous year climate [n-1] strongly influences the growth*, especially in late summer in August and September [n-1].

• Most of *precipitation* influences are *positive during both current or previous vegetation periods* ([n] and [n-1]), excepted at the end of the ring formation in September [n]) when *late rainfall may interrupt the growth* (early snow).

• On the contrary, *high temperatures are generally unfavourable*, maybe by increasing tree transpiration.

Schematically, in most of the cases the radial growth can be explained by 3 main climatic data:

⇨ The positive precipitation influence in June [n], that provide water supply just at the begining of ring formation.

⇨ The unfavourable high temperatures in August and September [n-1], that may be due to a water stress since they are associated with favourable August [n-1] rainfall.

⇨ Favourable high temperatures in the previous autumn, in October and November [n-1], that probably extend carbon assimilation before winter dormancy.

• However, three main differences appear between the Pyrenees and the Alps:

⇨ The current spring temperatures positive influences [n] appear almost only in the Pyrenees (where May temperatures can be acurately reconstructed using mountain pine ring-widths (NOVAU, 1991-1992).

⇨ In the Alps, the pines seem to be less sensitive to temperature during the growth, but are more affected by August [n-1] water stress.

⇨ The positive influence of high temperatures of October [n-1] is less widespread in the Pyrenees than in the Alps.

CONCLUSIONS

This study demonstrates that the comparison of dendroclimatical response functions of a single species in its whole growth area is of great interest to analyse its ecology.

Despite the large distance between the Alps and the Pyrenees, in both cases *many similarities* on the mountain pine climatic responses can be observed. Thus, the *choice of the method* for calculating the response functions does not seem to influence the results, that can be compared. The mountain pine reacts slightly differently in various proxy sites when the stand conditions are different. Thus, it is *sensible to the local growth conditions*. Differences between the responses in the Alps and in the Pyrenees are particularly interesting. Their climates are partly different (IZARD *et al.*, 1985), but strong similarities exist between them, especially in their internal areas (Briançonnais-Queyras /

Source : MNHN

Capcir-Cerdagne) (IZARD *et al.*, 1985). Therefore genetic differences between mountain pines may be probably involved (CANTEGREL, 1984).

REFERENCES

CANTEGREL, R., 1984.– Contribution à l'étude de la variabilité biologique et biochimique du Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond) dans les Pyrénées. *Annales des Sciences Forestières*, 41(3), 273-302.

CREUS J. & PUIGDEFABREGAS, J., 1976.– Climatologia historia y dendrochronologia del *Pinus uncinata* Ramond. *Cuadernos de investigation (geografia e historia)*, 2 (2): 17-30.

FLORENCE-SCHUELLER, J. & ROLLAND, C., 1995.– Influence de l'altitude, de l'exposition et du climat sur la croissance du Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ram.) en Cerdagne (Pyrénées Orientales Françaises). *Pirineos*, 145-146: 23-34.

GÉNOVA FERNANDEZ, R., 1987.– *Analisis y significado de los anillos de crecimiento de dos especies forestales:* Pinus uncinata *y* Pinus sylvestris, *el la peninsula Iberica.* Thesis Doctor, Departemento de Ecologia, Facultad de Biologica, Universidad de Barcelona: 355 pp + annexes.

GUITER, J., 1975.– Climatologie comparée de quelques vallées Alpines et Pyrénéennes. *Revue de Géographie Alpine*, LXIII, 3: 379-391.

GUTIÉRREZ, E., 1991.– Climatic tree-growth relationships for *Pinus uncinata* Ram. in the Spanish Pre-Pyrenees. *Acta Œcologia,* 12 (2): 213-225.

IZARD, M., CASANOVA, H., DEVAU, B., PAUTOU, G., 1985.– Continentalité et notion de zone interne dans les Pyrénées. *Acta Œcologia, Oecol. Gener.*, 6 (4): 317-344.

NOVAU, J.C., 1991-1992.– Tendancia secular de la temperatura de Mayo en el Pirineo Oriental. *Notes de geografia fisica*, 21-21: 41-49.

PETITCOLAS, V., 1993.– *Dendroécologie comparée de quatre espèces de conifères en limite forestière altitudinale dans le massif du Taillefer (Alpes du Nord).* Rapport de DEA, Université Joseph Fourier, Grenoble 1, Sept 1993, 66 p + annexes.

ROLLAND, C. & SCHUELLER, J., 1994.– Relationships between mountain pine rings and climate in the French Pyrenees (Font-Romeu) studied using the radiodensitometrical method. *Pirineos*, Jaca, vol 143-144: 55-70.

ROLLAND, C. & SCHUELLER, J., 1995-a.– Croissance comparée du Pin à crochets et de l'Epicéa (*Pinus uncinata* Ram. et *Picea abies* Karst.) sur dalle calcaire karstifiée en moyenne montagne tempérée (Vercors, France). *Revue de Géographie Alpine*, 83, 1: 17-32.

ROLLAND, C. & SCHUELLER, J., 1995-b.– Comparaison dendroécologique de trois pinèdes de Pin à crochets (*Pinus uncinata* Mill. ex Mirb.) dans les Alpes occidentales externes, intermédiaires et internes. *Dendrochronologia*, 13: 85-95.

ROLLAND, C. & SCHUELLER, J., 1996.– Dendroclimatologie du Pin à crochets (*Pinus uncinata* Mill. ex Mirb.) dans le Briançonnais et le Queyras en fonction des conditions stationnelles. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, Mai 1996, 147, 5: 351-363.

ROLLAND, C., 1997.– Influence of tree age on the relationships between *Pinus uncinata* ring-widths and climate in the Vercors (France). *Unpublished.*

RUIZ-FLAÑO, P. 1988.– Dendroclimatic series of *Pinus uncinata* R. in the Central Pyrenees and in the Iberian system, Spain. A comparative study. *Pirineos*, 132: 49-64.

SCHWEINGRUBER, F.H., 1983.– Der Jahrring. Standort, Methodik, Zeit und Klima in der Dendrochronologie. *Ed: Verlag Paul Haupt, Bern und Stuttgart*: 234 p.

STRACKEE, J. & JANSMA, E., 1992.– The statistical properties of mean sensitivity. A reappraisal. *Dendrochronologia*, 10: 121-135.

TESSIER, L, DE BEAULIEU, J.-L., COUTEAUX, M., EDOUARD, J.-L., PONEL, P., ROLANDO, C., THINON, M., THOMAS, A. & TOBOLSKI, K., 1993.– Holocene paleoenvironments at the timberline in the French Alps -a multidisciplinary approach. *Boreas*, 22: 244-254.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 423-428

VÉGÉTATION ET DISSOLUTION DU GYPSE EN MILIEUX SUBALPIN ET ALPIN : L'EXEMPLE DU MASSIF DE LA PLAGNE (TARENTAISE, SAVOIE)*

Georges ROVERA

Institut de Géographie Alpine, Université J. Fourier-Grenoble I,
Laboratoire de la Montagne Alpine, ESA n° 5038, 17, rue Maurice Gignoux, 38.031 Grenoble.
(grovera@iga.ujf-grenoble.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

VEGETATION AND GYPSUM DISSOLUTION IN SUBALPINE AND ALPINE ENVIRONMENT : THE EXEMPLE OF LA PLAGNE MOUNTAIN (TARENTAISE, SAVOY, FRANCE).
In the Northern Alps, weathering processus and water rapidly destroy gypsum mountains. The corrosion makes karstic forms and the tablet method have been used to know differents dissolution rates. The dissolution rate for bare gypsum is 1 mm/year above 2000 m but rates decrease a lot, till 1/50, with vegetation and soil covers. This situation explains in part the geomorphlogical upholding of gypsum formation, specially between 2500 and 2700 m. These environmental conditions of gypsum areas must be known to estimate and reduce the acceleration of rate erosion caused by impacts of skiing resorts like La Plagne.

KEY WORDS: Gypsum - Dissolution - Vegetation - Soils - Geomorphology - Subalpine and alpine levels - French northern Alps.

RÉSUMÉ
(travail original)

Dans les Alpes du Nord, les massifs de gypse sont fortement érodés par les eaux. La dissolution de surface génère des formes karstiques. Mesurée sur le terrain par la méthode des plaquettes, la vitesse de dissolution de la roche nue atteint 0,5 à 1 mm/an vers 2000 m. Mais cette vitesse ralentit dès que la végétation est présente et la pédogenése amorcée. En sites couverts, la vitesse de dissolution est jusqu'à 50 fois plus lente qu'en sites dénudés. Ce phénomène a des conséquences géomorphologiques à diverses échelles. A l'échelle des Alpes internes de Savoie, la protection phyto-pédologique explique, en partie, le maintien en relief jusqu'à 2600 m des grands massifs gypseux. Sur de tels géosystèmes, l'aménagement des stations de ski comme celle de La Plagne, a des effets accélérateurs de la dissolution.

MOTS CLÉS : Gypse - Dissolution - Végétation - Sols - Géomorphologie - Étages subalpin et alpin - Alpes françaises du Nord.

INTRODUCTION

Dans les Alpes internes de Savoie, les gypses du Trias forment des affleurements très sensibles à l'érosion par dissolution, gélifraction et ravinement. La couverture végétale et les sols assurent un ralentissement de ces processus, particulièrement de la dissolution. Une méthode de mesure in situ (ROVÉRA, 1990), mise au point et appliquée aux secteurs subalpin et alpin de La Plagne en 1985-1986 et en 1992-1993, couplée à une analyse statistique multivariée (AFC) a permis de chiffrer avec précision cet effet protecteur, variable d'un site à l'autre, en fonction de la continuité, l'épaisseur et le type de couverture phyto-pédologique.

CARACTÉRISTIQUES GÉOLOGIQUES ET PHYTO-PÉDOLOGIQUES DES AFFLEUREMENTS GYPSEUX SUBALPINS ET ALPINS

Localisation et solubilité du gypse

Selon les conditions de la sédimentation triasique ou de la tectonique alpine tertiaire, les affleurements de gypse ($CaSO_4$ $2H_2O$) constituent, au contact des grandes unités géologiques, d'étroites bandes méridiennes (Beaufortin, Vanoise occidentale) ou des massifs culminant vers 2500-2700 m comme La Grande Rochette (La Plagne), Le Petit Mont Blanc de Pralognan, La Tovière, Le Petit Mont Cenis (FIG. 1). La forte solubilité du gypse (1,8 g/l à 5 °C ; ROVÉRA, 1993), les conditions pluvio-nivales et thermiques

* Manuscrit reçu le 15 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 10 novembre 1997.

Source : MNHN

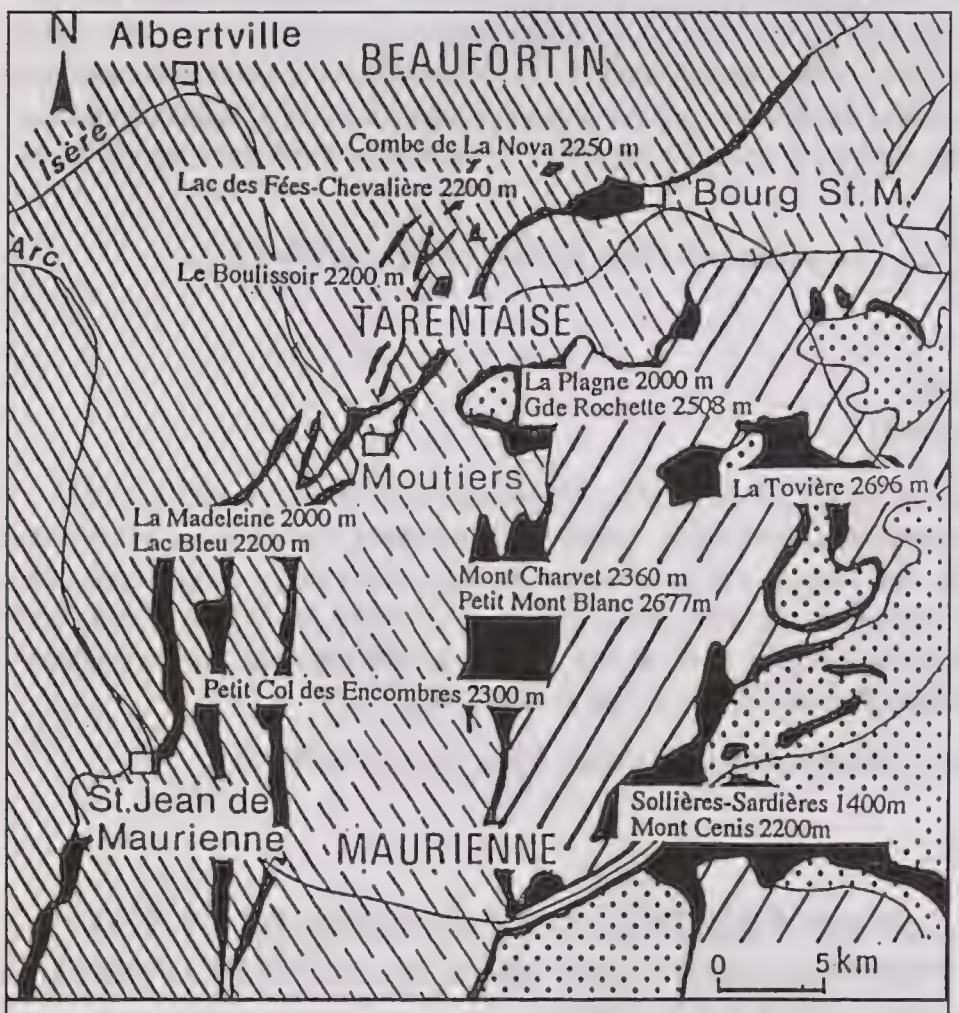
du milieu montagnard (1 000 mm d'eau, 180 jours de gel par an et un coefficient de nivosité de 50 %, à 2000 m), favorisent l'érosion de cette roche et le développement d'un modelé karstique avec crêtes, pitons, versants réglés ou ravinés et dolines (NICOD, 1993).

La couverture végétale

Dans l'étage subalpin, lorsque l'érosion est peu active ou lorsque des reboisements de protection ont été effectués, le gypse porte des pessières ou des pinèdes à pins sylvestres, pins à crochets et pins cembros. Au niveau des ligneux bas et des herbacées dominent les espèces calcicphiles : *Dryas octopetala*, *Artostaphyllos uva ursi*, *Salix retusa*, *Sesleria varia*, *Carex sempervirens, gypsophila repens, Helianthemum grandiflorum*. Dans l'étage alpin, essentiellement *Dryas octopetala*, *Salix retusa* et *Sesleria varia* colonisent le gypse, de manière discontinue, jusqu'à 2 500 m. Dans le cas du site karstique de La Plagne, il faut aussi souligner la rareté, pour les Alpes françaises, de l'écosystème constitué par la cembraie sur gypse (GENSAC, 1985b et ONF, 1995) et le rôle du modelé, à l'échelle métrique ou décamétrique, dans la remarquable disposition en mosaïque des espèces xérophiles, mésophiles et mésohygrophiles (FIG. 3 et 4 ; GENSAC, 1968 et RUDNER, 1992).

Les sols rencontrés

À La Plagne, les sols sont de type rendzine gypseuse ou de type humique gypseux à tangel (GENSAC, 1969). Ces sols de montagne tempérée, sur gypse, sont encore mal connus (GENSAC, communication verbale du 17 octobre 1997), ils différent des gypsosols spécifiques des régions arides et semi-arides (POUGET, 1995) et le type humo-gypseux à tangel est à rapprocher des sols d'altitude à mor calcique sur dalles calcaires. Lorsque la topographie permet l'accumulation de la matière organique (FIG. 3), se développent une importante litière et un horizon humique. Localement un tangel d'environ 15 cm d'épaisseur peut se constituer, il présente une structure fibreuse, un pH modérément acide



Gypse, anhydrite et roches carbonatées du Trias.
Triasic formations: gypsum, anhydrit and carbonated rocks.

Massifs externes
External alpine mountains

Zone interne de Vanoise.
Internal area of Vanoise.

Zone externe houillère.
External carboniferous area.

Zone des schistes Lustrés.
"Schistes Lustrés" area.

FIG. 1.– Les principaux affleurements des gypses (et roches carbonatées associées) du Trias dans les Alpes du Nord (d'après la carte géologique d'Annecy au 1 : 250 000.
Main gypsum triasic formations (with triasic carbonated formations) in Northern Alps (adapted from geologic map of Annecy at 1/250000.

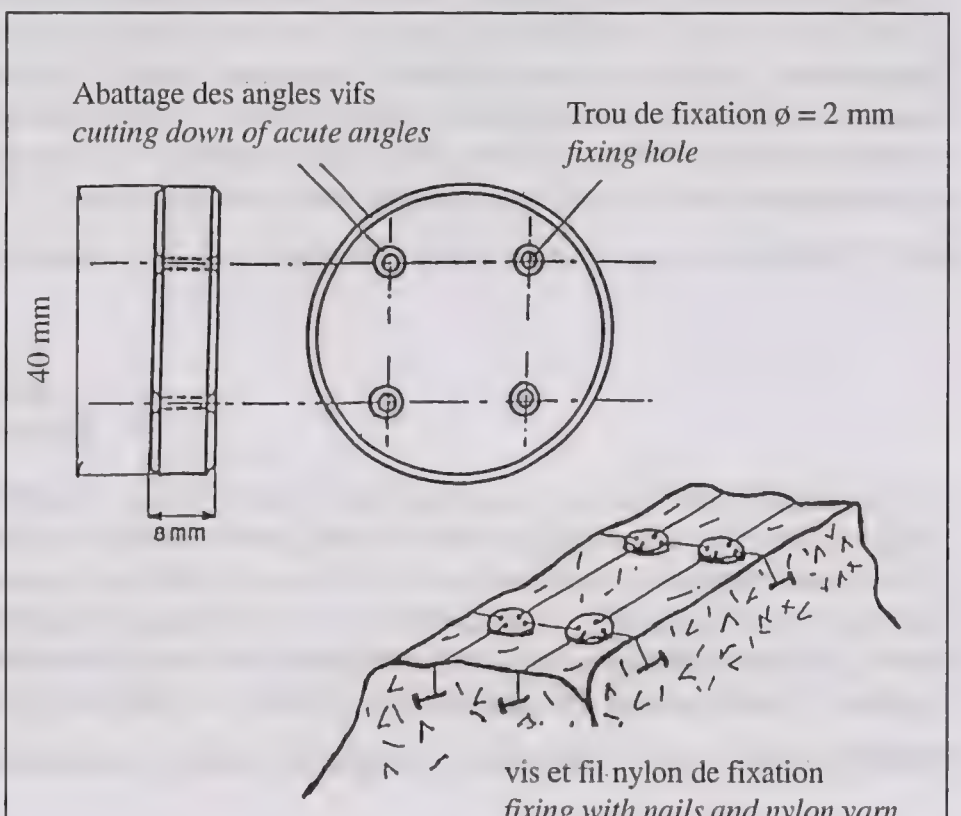


FIG. 2.– Méthode des plaquettes calibrées de gypse, exemple de fixation en crête dénudée. *Tablets gypsum metrhod, exemple of fixing on stripped karstic top.*

Formule de calcul de la vitesse de dissolution avec les plaquettes.
Formula to compute dissolution rate owing to gypsum tablets.

$$V = \frac{Ho\left(1 + \frac{Pl}{Po}\right)}{N}$$

- **V** Vitesse de dissolution, en mm/an. *Dissolution rate in mm/year.*
- Ho Épaisseur en mm. *Tablet thichness, in mm.*
- Po Poids initial de la plaquette, en g *First weight of the tablet, mg*
- Pl Poids après dissolution, en g. *Second weight after exposure.*
- N Nombre de face(s) touchée(s), 1 ou 2. *Face(s) corroded, 1 or 2.*

Source : MNHN

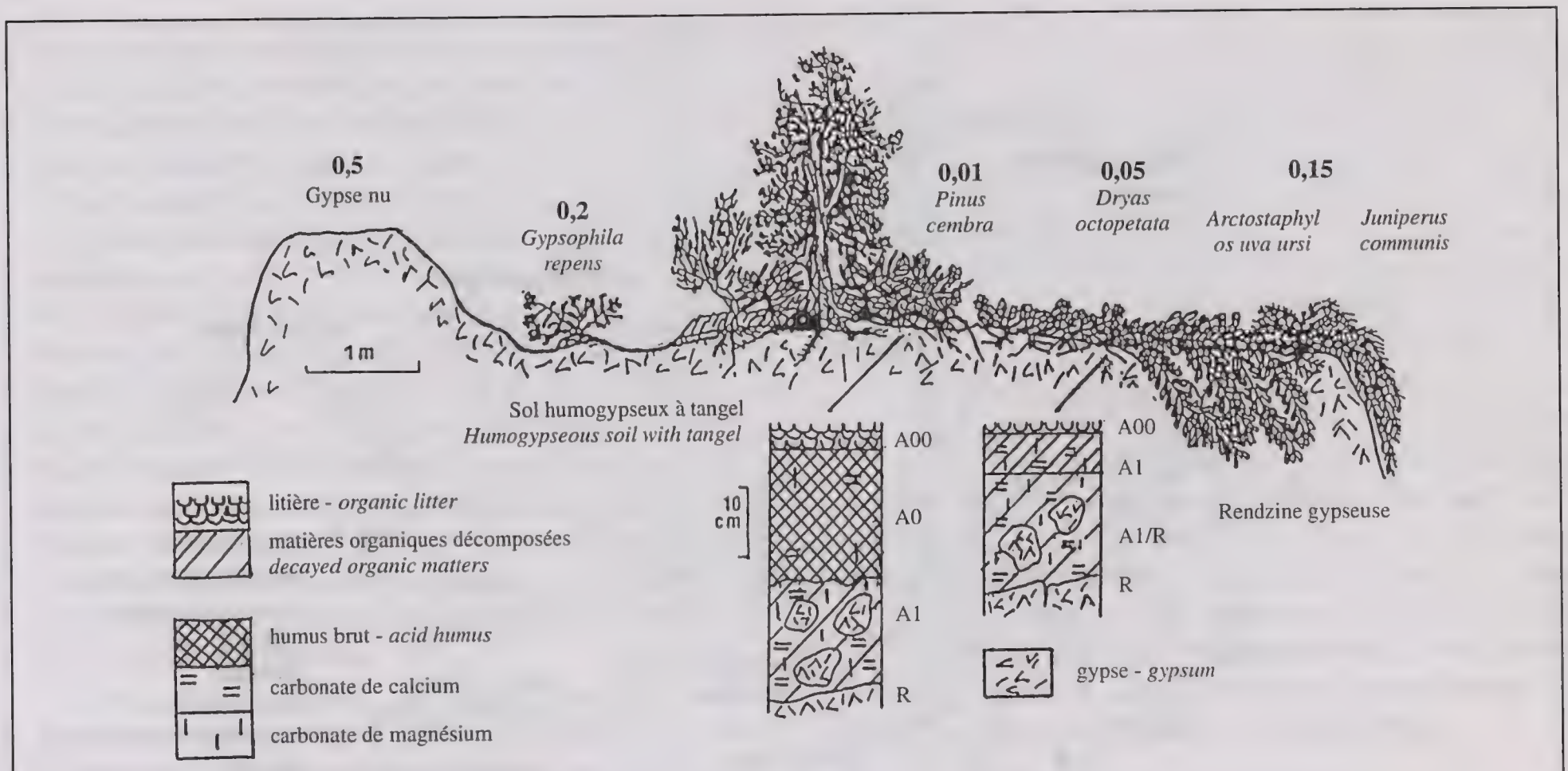


FIG. 3.– Vitesses moyennes, en mm/an, sur crête de gypse nue et couverte. La Plagne, 2045 m. Méthode des plaquettes. Sols d'après Gensac (1969, 1985b). *Dissolution averages rates, in mm/year, upon gypsum karstic stripped and covered top. La Plagne, 2045 m. Tablets method. Soils from Gensac (1969, 1985b)*

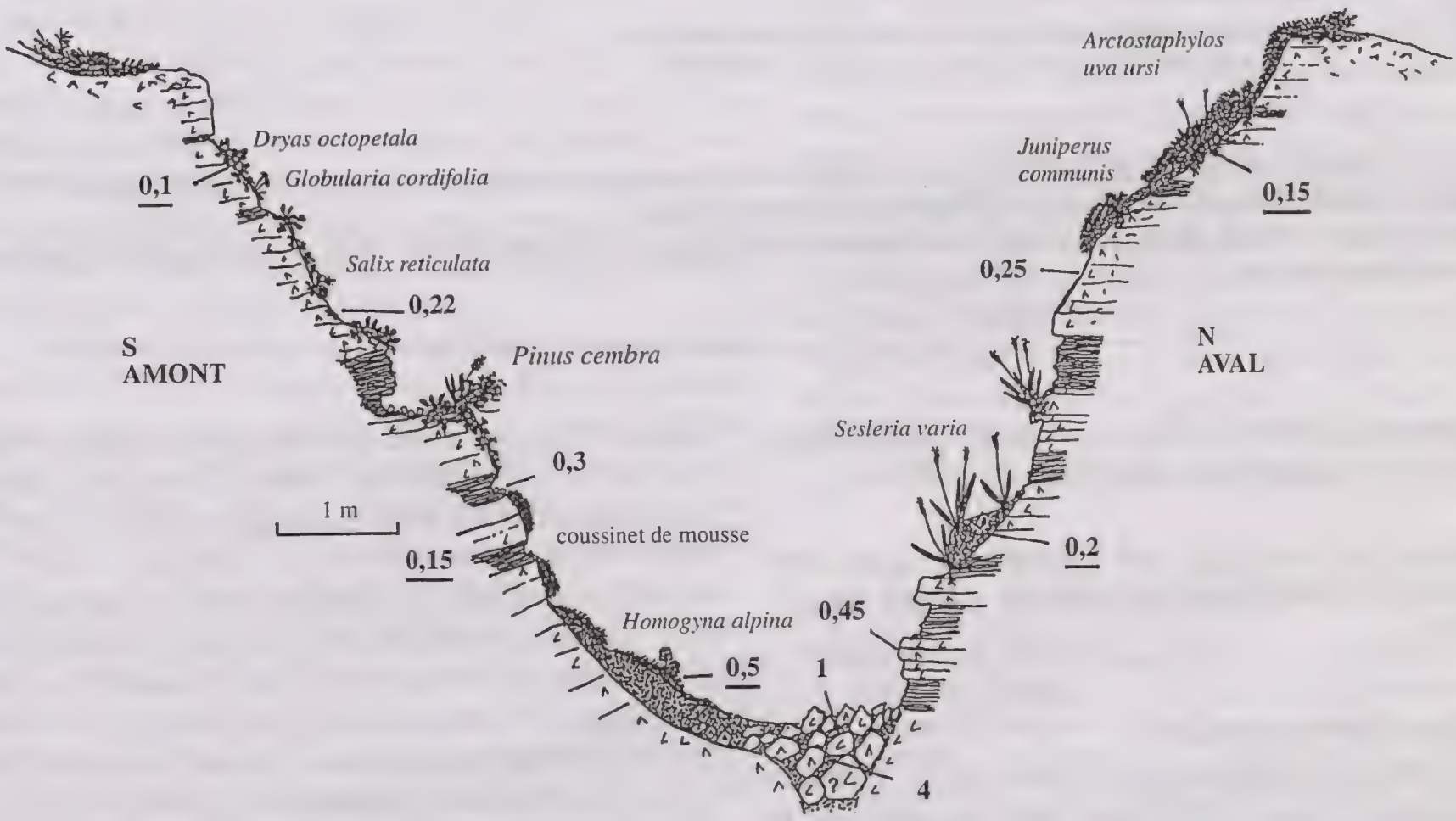


FIG. 4.– Vitesses moyennes de dissolution, en mm/an, sur flancs et fond de doline partiellement végétalisés. La Plagne, 2050 m (Savoie). Méthode des plaquettes. Chiffres soulignés : sites couverts. *Dissolution averages rates in mm/year, on slopes and in depth of doline with sporadic végétation. La Plagne, 2050 m (Savoy. Tablets method. Underlining numbers : covered places.*

Source : MNHN

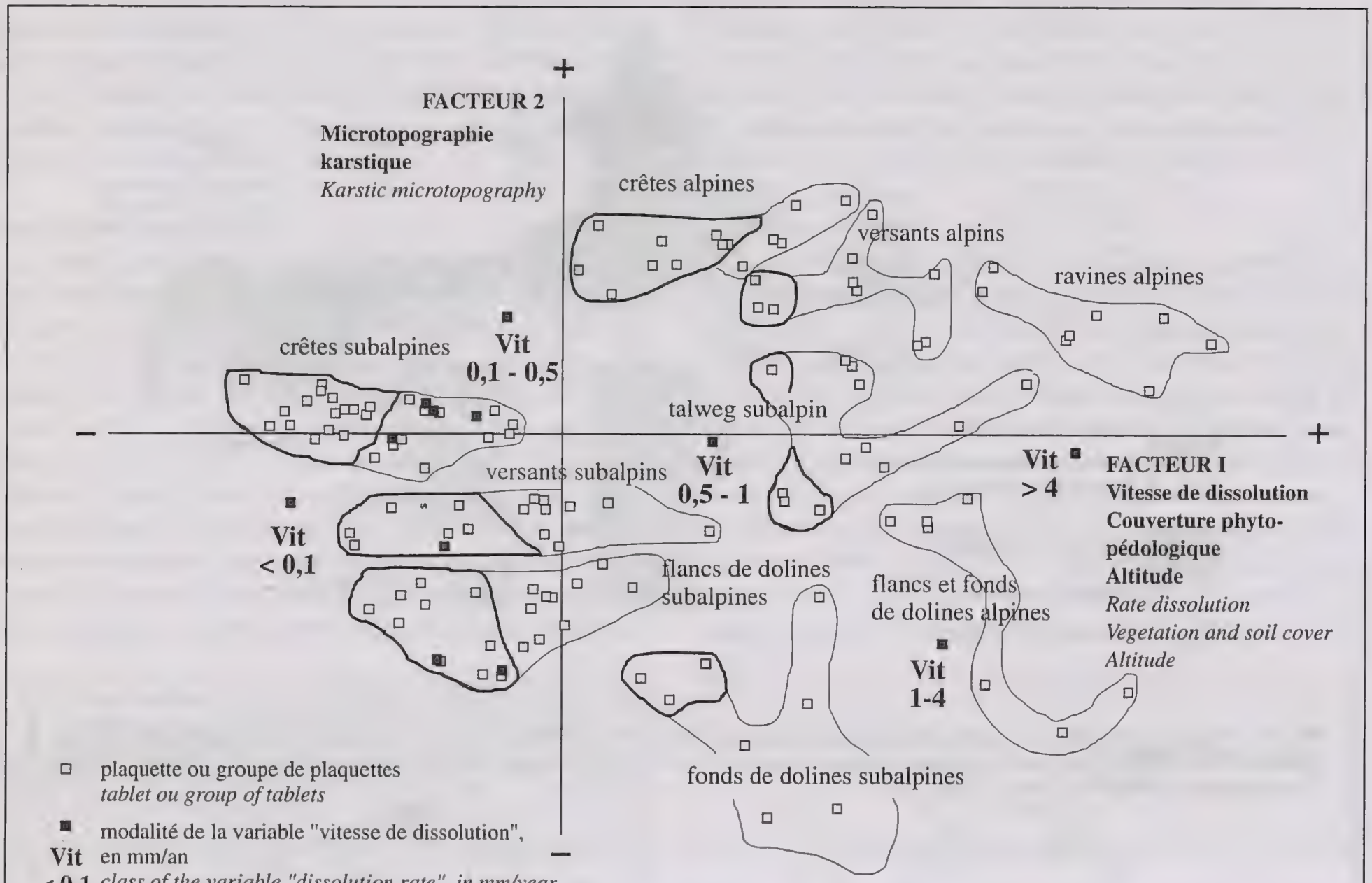


FIG. 5.– Différence de vitesses de dissolution du gypse entre sites dénudés et couverts (végétation, sol). La Plagne (Savoie), 2000 à 2500 m. Méthode des plaquettes, Analyse Factorielle des Correspondances.
Variation of dissolution rates between bare and covered gypsum places. La Plagne (Savoy), 2000 to 2500 m. Tablets method, Multivariate Analysis.

(6), un rapport C/N élevé (> 25) et des bases échangeables, Ca^{++} et Mg^{++}, en grande quantité (GENSAC, 1985 b).

MÉTHODE DE MESURE ET COMPARAISON DES VITESSES DE DISSOLUTION ENTRE GYPSE NU ET COUVERT

La méthode des "plaquettes"

La dissolution a été mesurée, in situ, par la "méthode des plaquettes" (GAMS, 1985) avec mise en place, sur la roche à nu et dans les profils pédologiques au contact de la roche-mère, d'échantillons de gypse pesés au milligramme (FIG. 2). Ces plaquettes sont récupérées après exposition à la dissolution et pesées une nouvelle fois. La différence de poids permet d'estimer la vitesse d'érosion, en mm/an, avec une précision de + ou - 20 %. Cette méthode est particulièrement efficace pour établir une échelle de valeurs relatives, d'un site à l'autre (ROVÉRA, 1990). Trois cents plaquettes ont été utilisées en deux campagnes 1985-1986 et 1992-1993, dans le massif de La Plagne, entre 2 000 et 2 500 m d'altitude. Le grand nombre de plaquettes utilisées a permis de réaliser une typologie géodynamique des sites étudiés, affinée par une analyse factorielle des correspondances où interviennent principalement les variables (FIG. 5) : vitesse de dissolution, altitude, exposition, épaisseur de la couverture phyto-pédologique et microtopographie karstique (crête, versant, doline, ravine).

Résultats et discussion

Dans tous les cas, la couverture phyto-pédologique intervient dans le sens d'un ralentissement de la dissolution. Sur crêtes dénudées, la dissolution à 2000 m. est de l'ordre de

Source : MNHN

0,5 mm/an, elle est divisée par deux en présence d'herbacées isolées comme *Gypsophila repens* ou *Sesleria varia* et par 10 sous tapis de *Dryas octopetala* (FIG. 3). Fait remarquable, la dissolution est très lente, de l'ordre de 0,01 mm/an, sur les crêtes subalpines à *Pinus cembra* et sol humo-gypsique. Cela s'explique par le freinage de l'infiltration des eaux de pluie et de fonte nivale provoqué par l'abondante litière et, au niveau de l'humus, par la structure fibreuse et les nombreuses racines des espèces ligneuses ou herbacées. La fraction limono-argileuse de l'horizon A_1 ou A_1/R (environ 25 % de la terre fine avec 5 à 10 % pour l'argile) contribue aussi au ralentissement de l'infiltration. À ces facteurs physiques, s'ajoute la présence en grande quantité de sels minéraux solubles mobilisables (Ca^{++}, Mg^{++}, SO_4^{--}) ce qui augmente, durant la traversée du solum, la minéralisation de l'eau gravitaire et diminue d'autant sa capacité de dissolution au contact de la roche-mère gypseuse.

En doline subalpine, où l'accumulation de la neige accentue la dissolution, les écarts entre gypse nu et couvert se retrouvent mais de manière moins accusée (FIG. 4). En fond de doline, la vitesse de dissolution dépasse souvent 1 mm/an, elle est très localement ramenée à 0,5 mm sous les coussinets de mousse à *Homogyna alpina*.

Dans l'étage alpin, la protection par la couverture végétale est encore constatée jusque vers 2 500 m au niveau des taches biostasiques qui côtoient les grandes dolines de nivation, les ravines et les crêtes dénudées où existent de fortes vitesses de dissolution (> 4 mm/an, FIG. 5).

Au-delà de 2 600 m, la protection phytopédologique du gypse disparaît et les vitesses d'érosion sont considérables comme cela s'observe au site du glacier de Gébroulaz vers 2 900 m, à quelques kilomètres au sud de notre zone d'étude. Là, un petit affleurement gypseux très karstifié doit son maintien à des phénomènes tectoniques qui compensent l'ablation (CHARDON, 1991).

Ces mesures et observations permettent de proposer l'hypothèse d'une intervention des données phytopédologiques pour expliquer, en plus de certains facteurs géologiques (ROVÉRA, 1990), le positionnement de tous les sommets des dômes gypseux intra-alpins dans la tranche d'altitudes 2500-2700 m et jamais au-delà ou en deçà. Comme si ces grandes masses de gypse, roche la plus soluble de l'écorce terrestre après le sel gemme, avaient "fondu" sous l'effet de la dissolution jusqu'aux altitudes où intervient la biostasie. Pour conforter cette hypothèse, il convient de rappeler qu'une vitesse de dissolution de 0,5 à 1 mm/an, celle rencontrée de nos jours vers 2 000 m sur gypse dénudé, aurait pu produire une ablation de 250 à 500 m durant seulement les derniers 500 000 ans, et que cette vitesse a dû être dépassée pendant les épisodes glaciaires et tardiglaciaires. Cela nous amène à envisager, durant au moins une partie du Quaternaire, des phases de ralentissement de l'ablation pour expliquer la situation géomorphologique actuelle.

Les résultats acquis permettent aussi une comparaison avec les karsts calcaires (DELANNOY & ROVÉRA, 1996). Alors que pour le gypse l'influence de la végétation et des sols va dans le sens d'un ralentissement de la dissolution, il est intéressant de rappeler que pour le calcaire, les études menées sur le Vercors ont montré que les végétaux et les humus, en fournissant des acides organiques et en stockant le CO_2, repris en charge par les eaux pluviales, accélèrent la dissolution du carbonate de calcium (MUXART, 1978).

Enfin, dans le cas du massif de La Plagne, les nombreux aménagements du domaine skiable (GENSAC, 1985 a), décapant la végétation et les sols, ont considérablement augmenté la dissolution du gypse. Sur la roche mise à nu se rencontrent des dissolutions de 0,5 à 1 mm/an comme en conditions naturelles mais sur les pistes de ski et à proximité des constructions où se concentrent les eaux de fonte, les vitesses atteignent 2 à 4 mm/an (ROVÉRA, 1990). Depuis quelques années cependant des efforts de restauration des pistes ont été faits pour limiter ce type d'impact.

CONCLUSIONS

Sur gypse, la couverture phytopédologique dans les étages subalpin et alpin des Alpes françaises du Nord freine considérablement la dissolution. Cela constitue une originalité par rapport aux massifs calcaires. A l'échelle du paysage, on peut émettre l'hypothèse que cette protection de caractère biogéographique a un rôle géomorphologique jusqu'alors sous-estimé en contribuant au maintien en relief vers 2 600 m des massifs gypseux intra-alpins pourtant très fortement érodables. D'autant que cette protection, efficace depuis le début de l'Holocène, a dû aussi agir durant les périodes interglaciaires biostasiques quaternaires. Actuellement, à une échelle plus locale et dans une optique appliquée, les effets protecteurs de la couverture végétale et des sols doivent être mieux pris en considération pour limiter les impacts des stations de ski comme celles de La Plagne, Tignes ou La Norma, partiellement aménagées sur ces géosystèmes gypseux sensibles.

BIBLIOGRAPHIE

CHARDON, M., 1991.– Approche géomorphologique des karsts du gypse de la Vanoise. La zone alpine et glaciaire du vallon du fruit, glacier de Gébroulaz (Alpes, France). *Karstologia*, 17 : 31-43.

DELANNOY, J.J. & ROVERA, G., 1996.– L'érosion dans les Alpes occidentales : contribution à un bilan des mesures et des méthodes. *Revue de Géog. Alpine*, 84, 2 : 87-101.

GAMS, I., 1985.– Mednarodne primerjalne meritve s pomocjo standardnih apneniskih tablet. International comparative measurements of surface solution by means of standard limestone tablets. *Razprave IV. Razreda*, Ljubljana, 26 : 361-386.

GENSAC, P., 1968.– La végétation des entonnoirs de gypse, cas de la Haute Tarentaise. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 115 : 91-99.

GENSAC, P., 1969.– Les sols sur gypse en Moyenne Tarentaise.

Source : MNHN

Description, caractères physico-chimiques. *Bull. Ass. Fr. Et. Sol.*, 3 : 57-67.

GENSAC, P.,1985 (a).– Évolution du site d'une station hivernale (La Plagne-Savoie). *Documents de cartographie écologique*, n° 28, Grenoble, pp. 85-97.

GENSAC, P., (sous la direction de), 1985 (b).– *L'aménagement de la haute montagne et ses conséquences sur l'environnement. Le Canton d'Aime (Savoie).* Rapport PIREN-CNRS-MAB, Université de Savoie : 376 p.

MUXART, T., 1978.– Note sur l'agressivité potentielle des eaux de percolation de différents sols dans le Vercors, en fonction de la nature de la couverture végétale. *Revue. Géog. Alpine*, 66 : 173-181.

NICOD, J., 1993.– Recherches nouvelles sur les karsts des gypses et des évaporites associées (géomorphologie, hydrologie et impact anthropique). *Kartstologia*, 21: 5-30.

ONF- Cellule technique Albertville, 1995.– *Étude d'impact concernant la cembraie sur gypse de Macôt-La Plagne*, Albertville Savoie : 39 p.

POUGET, M., 1995.– Gypsosols. In Référentiel pédologique, INRA, Paris : 161-165.

ROVERA, G., 1990.– *Géomorphologie dynamique des versants en moyenne Tarentaise (Savoie, communes de Granier, Aime, Macôt-La Plagne et Champagny). Une contribution à l'étude de l'érosion naturelle et anthropique des Alpes*. Thèse de l'Université J. Fourier-Grenoble I : 465 p.

ROVERA, G., 1993.– Instabilité des versants et dissolution des évaporites dans les Alpes internes : l'exemple de la montagne de Friolin (Peisey-Nancroix, Savoie). *Revue de Géog., Alpine*, 81, 1 : 71-84.

RUDNER, M., 1992.– *Vegetationskundliche Aufnahme-und Auswertemethoden. Ein Vergleiche am Beispiel des vgetations-mosaiks einer Gipsdoline der Westalpen.* Dilom-Geoökologen, Universität Bayreuth : 98 p.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 429-433

PHENOLOGY OF *RHODODENDRON FERRUGINEUM* L. IN TWO ALTITUDINAL GRADIENTS OF THE VALAISIAN ALPS (SWITZERLAND)*

André SCHLÜSSEL[1] & Jean-Paul THEURILLAT [1][2]

[1] *Conservatoire et jardin botaniques de Genève, 1, ch. de l'Impératrice CH-1292 Chambésy/GE, Suisse (theurillat@cjb.unige.ch.)*

[2] *Fondation J.-M. Aubert, CH-1938 Champex/VS, Suisse.*

SUMMARY
(original scientific paper)

The phenology of Rhododendron ferrugineum *L. (Ericaceae) was studied for two years (1994 and 1995) at two sites in the Valaisian Alps (Switzerland), the Val d'Arpette and Belalp. Observation plots were set up along a subalpine-alpine altitudinal gradient. Temperatures were measured at each plot. The correlation between the phenological development and the sum of the mean daily temperatures was established and quantified.*

KEY WORDS: Alps - Phenology - *Rhododendron ferrugineum* L. - Subalpine-alpine - Temperature.

RÉSUMÉ
(travail original)

PHÉNOLOGIE DE RHODODENDRON FERRUGINEUM *L. LE LONG DE DEUX GRADIENTS ALTITUDINAUX DES ALPES VALAISANNES (SUISSE)*
La phénologie de Rhododendron ferrugineum *L. (Ericaceae) a été étudiée pendant deux années consécutives (1994 et 1995) dans deux sites des Alpes valaisannes (Suisse), soit au Val d'Arpette et à Belalp. Des placettes d'observation ont été établies selon un gradient altitudinal subalpin-alpin et les températures ont été mesurées dans chacune des placettes. La corrélation entre le développement phénologique et la somme des températures moyennes journalières a été déterminée et quantifiée.*

MOTS CLÉS : Alpes - Phénologie - *Rhododendron ferrugineum* L. - Subalpin-alpin - Température.

INTRODUCTION

The present study has been carried out within the scope of the co-ordinated project ECOCLINE (Environmental changes and modification of the subalpine/alpine ecocline: evaluation with vegetation and soil) which is part of the Priority Programme for the Environment of the Swiss National Science Foundation. The goal was to determine if there was a correlation between the phenological development of *Rhododendron ferrugineum* L. (a member of the Ericaceae family) and the temperature as altitude increased, and to quantify any such correlation.

Two transects of the Alps of the Valais were selected. The first transect, located in the Val d'Arpette (Orsières), at the eastern limit of the Mont Blanc Massif, on the left side of the Rhône river, is characterized by a steep, rocky, south to south-east oriented slope (30-40°) on a bed-rock of granite, with an altitude ranging from 1720 to 2815 m asl. Due to its southern aspect inducing an early and rapid snow melt, *R. ferrugineum* L. forms only small and scattered populations. The second transect, located at Belalp (Naters) in the Aletsch region at the southern limit of the Aar Massif on the right side of the Rhône river, is characterized by an east oriented more gentle slope (25-30°) on a bed-rock mainly of gneiss, with an altitude ranging from 1940 to 2855 m asl. Due to its eastern aspect snow melt occurs later than in the Val d'Arpette, and *R. ferrugineum* L. is one of the dominant species of the transect between 1940 and 2300 m asl.

* Manuscrit reçu le 12 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 15 septembre 1997.

Source : MNHN

METHODS

In each transect, phenological plots were set up at an altitudinal distance of about 200 m between each plot. In the Val d'Arpette, four plots were established from 1815 to 2415 m asl, and three plots at Belalp from 1980 to 2360 m asl. In order to establish the degree of the phenological development of inflorescences, 17 phenological stages (TAB. I) of the floral and fructification development were determined. In each plot, 20 to 40 ramets were labelled. Field observations were carried out every 14 days on the labelled ramets at each plot during the vegetation growth periods in 1994 and 1995. From these observations, a mean phenological stage was calculated for a given date and for each plot with the following formula:

$$mSt = \{\Sigma(ni \times St0,1,...,16)\}/N$$

where: mSt = mean phenological stage
n = number of inflorescences at a given phenological stage
St = phenological stage (0-16) observed for each inflorescence
N = total number of observed inflorescences

At the same time, temperature measurements were taken with Grant mini-thermistor probes (FF-U-V5-0 for air temperature and CM-U-V5-0 for soil) and recorded with Grant Squirrel data loggers (one measurement per minute and an average recording every 15 minutes). Temperatures were measured at three levels in each plot, (1) at 20 cm below the soil surface, (2) at the canopy level of the alpenroses, (3) at 2 m above the ground, immediately after the snow melt of the respective plots.

Two kinds of phenological curves were established from the data obtained:

- Phenolograms showing the mean phenological stage of the species in relation to the time of year.
- Graphs of the sum of mean daily temperatures in relation to the mean phenological stage.

In order to determine whether the differences in the phenological patterns between the plots at the same site and

TABLE I.– Description of the phenological stage of *Rhododendron ferrugineum.*

Description des stades phenologiques de Rhododendron ferrugineum.

Stage 0:	Bud totaly closed.
Stage 1:	Opening of the bud, flower tips visible but shorter than their bracts.
Stage 2:	Visible part of the flowers longer than their bracts but shorter than half of their total length.
Stage 3:	Visible part of the flowers longer than half of their total length but still not completely free.
Stage 4:	Flowers totally free, forming a tight inflorescence with all the corollas closed.
Stage 5:	Flowers splayed out in a corymbe, with all the corollas closed.
Stage 6:	Less than 80% of the corollas open.
Stage 7:	80-99% of the corollas open.
Stage 8:	Full flowering: 100% of the corollas open.
Stage 9:	Declining inflorescence with at least one corolla fading; fruit < 3 mm long (without the calyx).
Stage 10:	51-99% of the corollas dried out and brown or fallen down, fruit 3-3.5 mm long (without the calyx).
Stage 11:	100% of the corollas dried out and brown or fallen down, fruit 3.5-4 mm long (without the calyx).
Stage 12:	Less than 50% of the fruits > 4 mm long (without the calyx).
Stage 13:	50-100% of the fruits > que 4 mm long (without the calyx), all the fruits closed.
Stage 14:	Less than 50% of the fruits more or less open.
Stage 15:	50-99% of the fruits open.
Stage 16:	100% of the fruits open.

TABLE II.– Comparison of the altitude and aspect of the Belalp and Val d'Arpette plots, their determination coefficient (r^2), slope and elevation of their respective regression lines, and also the group in wich they belong after statistical analysis of the regression lines.

Comparaison entre l'altitude et l'exposition des placettes de Belalp et du Val d'Arpette, de leurs coefficients de détermination (r^2), pente et élévation de leur droite de régression respective, ainsi que leur appartenance au groupe auquel elles se rattachent suite à l'analyse statistique des droites de régression.

	Site	Belalp	Belalp	Belalp	Arpette	Arpette	Arpette	Arpette
	Altitude	1980 m	2170 m	2360 m	1815 m	2050 m	2220 m	2415 m
	Aspect	78° (ENE)	50° (NE)	134° (SE)	90° (E)	146° (SSE)	88° (E)	128° (SE)
1994	r^2	0,9539	0,9545	0,9569	0,9464	0,9516	0.9500	0,9563
	slope	29,7	31,8	29,3	38,3	32,0	37,0	31,4
	elevation	195,7	164,3	187,9	171,4	242,4	167,9	231,3
	group	B1	B1	B1	A1	A2	A1	A3
1995	r^2	0,9521	0,9430	0,9497	0,9312	0,9350	0,9683	0,9397
	slope	30,2	27,6	27,8	33,5	41,1	33,2	30,6
	elevation	179,6	191,3	172,2	185,5	196,9	183,6	209,2
	group	B1	B1	B1	A1	A2	A1	A1

Source : MNHN

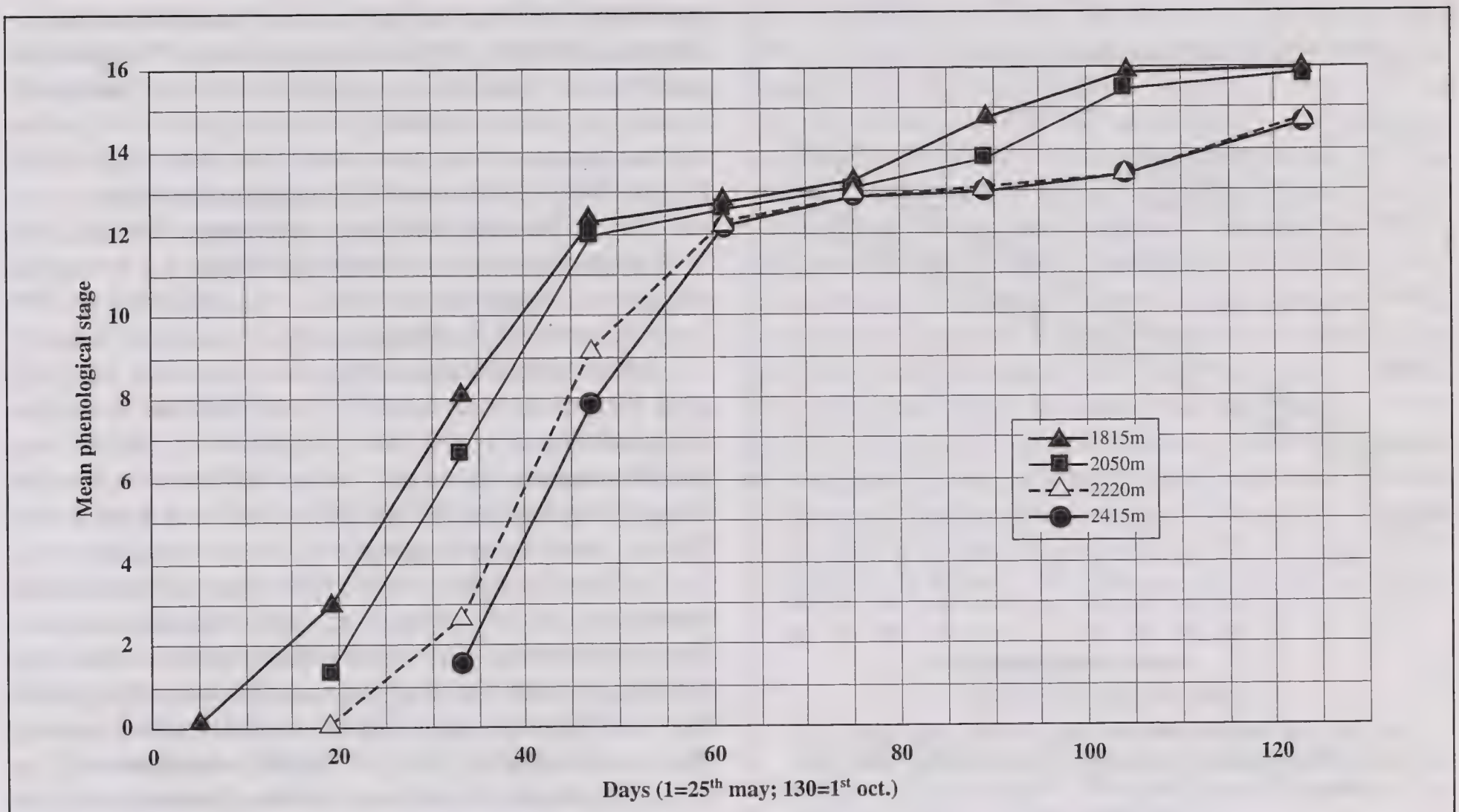


FIG. 1.– Phenolograms showing the phenological development of *R. ferrugineum* L. as a function of time, in the Val d'Arpette, in 1994.

Phénologrammes montrant le développement phénologique des R. ferrugineum *L., au Val d'Arpette, en 1994, en fonction du temps.*

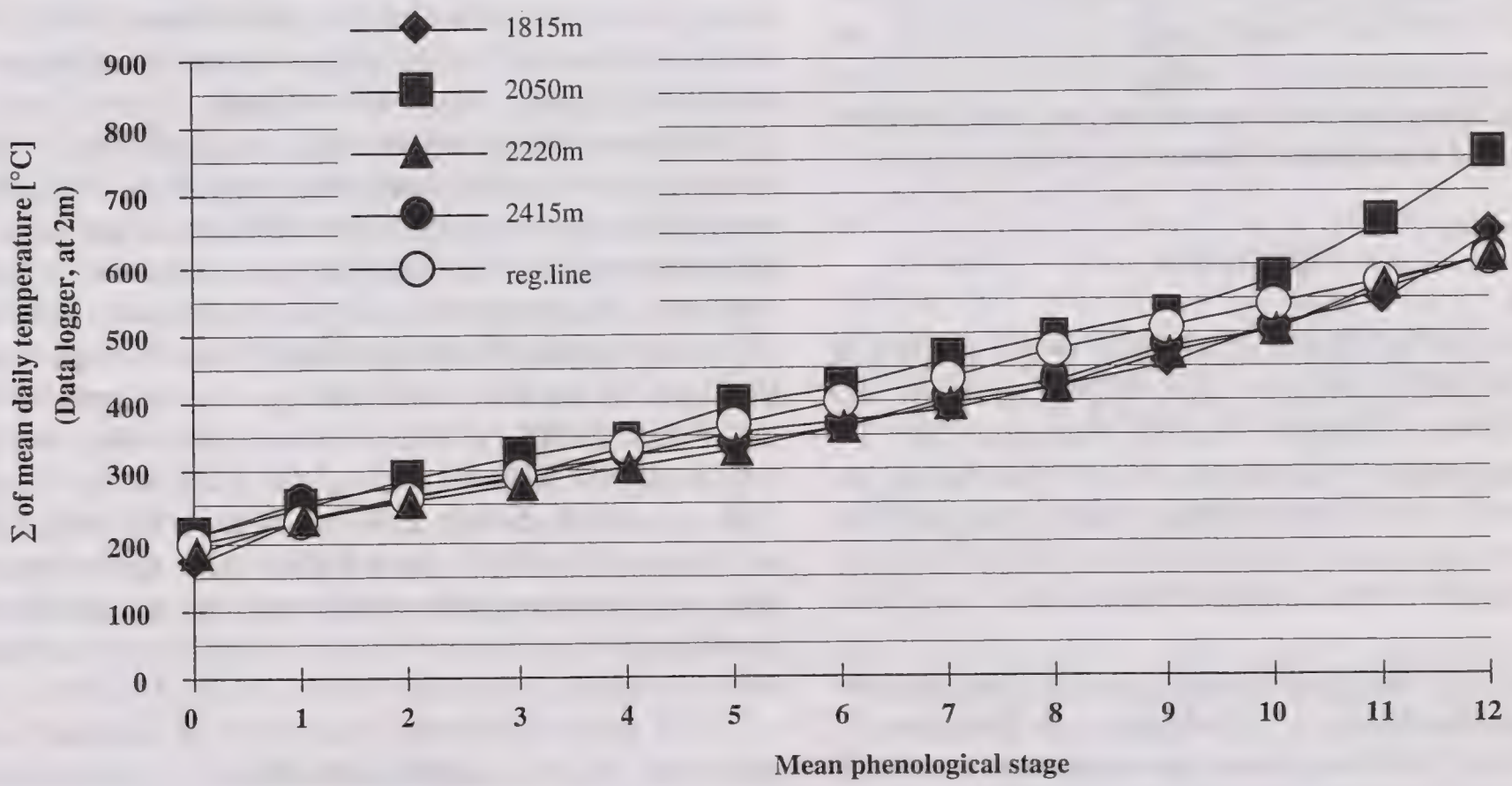


FIG. 2.– Curves showing the sum of the mean daily temperature as a function of the mean phenological stage, and their common regression line for the Val d'Arpette in 1995.

Courbes montrant la somme des températures moyennes journalières en fonction du stade phénologique moyen, ainsi que leur droite de régression commune, pour le site du Val d'Arpette, en 1995.

Source : MNHN

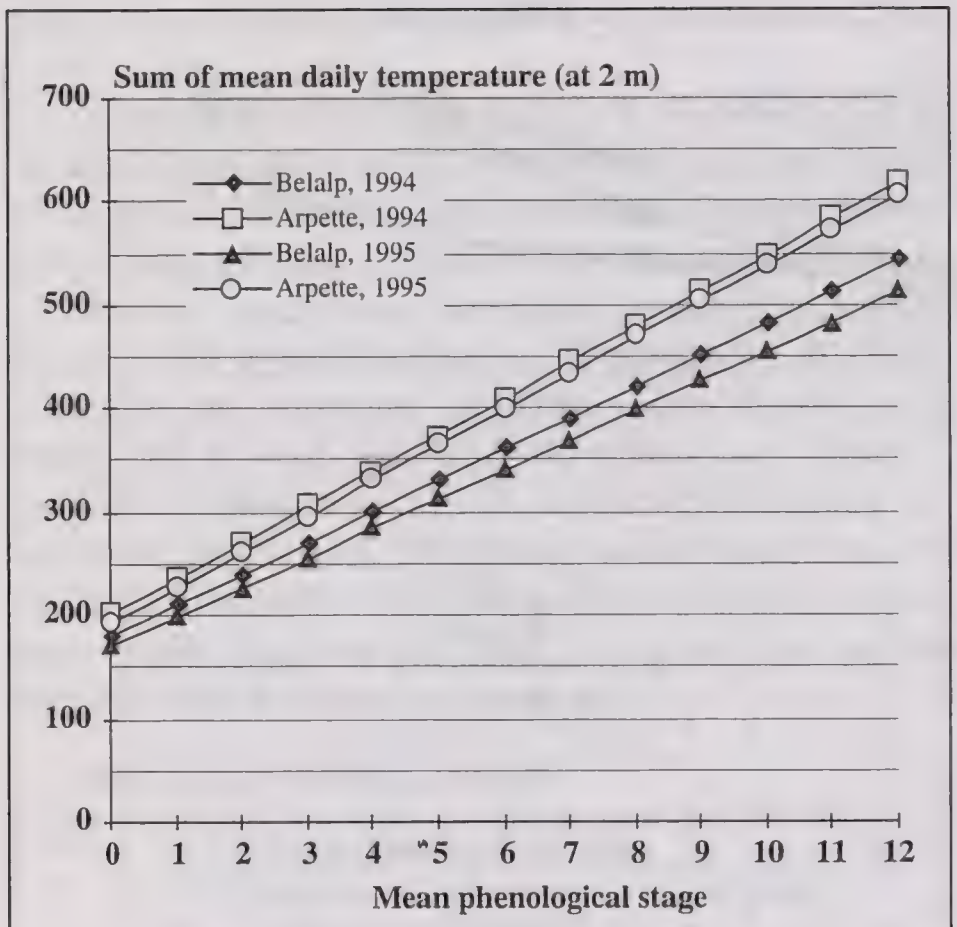


FIG 3.– Comparison between the common regression lines of the Val d'Arpette and Belalp and between the years 1994 and 1995.

Comparaison des droites de régression communes à l'ensemble des placettes entre le Val d'Arpette et Belalp et entre les années 1994 et 1995.

for the same year are significantly different or not, results were analyzed statistically according to ESTABROOK & AL. (1982). Conversely, differences between the curves of the sum of the mean daily temperatures as a function of the mean phenological stage were compared with their respective simple regression lines. Covariance analyses have been carried out and tested with a F test (ZAR, 1984).

RESULTS

Analysis of the phenological development of plots at the same site and for the same year shows statistically significant differences between the phenological patterns (in prep.). Thus, we can conclude that one or several factors are responsible for the different phenological development of the alpenrose depending on altitude. A priori, the determining factor could be the decrease in temperature with elevation.

At the Val d'Arpette, phenolograms show that the position of the different curves is correlated with the altitude of the plots (FIG. 1). The alpenroses growing at the lowest altitude start their phenological development first and those growing at the highest altitude are the last to start. However, the position of the curves is not correlated with snow melt. Indeed, the first plot to be free of snow is the one at 2050 m asl, whereas the last one is at 2220 m asl. This means that snow melt is not the main factor to determine the floral development of alpenrose. At Belalp, the position of the phenolograms is also related to the altitude of the plots. As snow melt of the plots is also correlated with the altitude, it is unclear whether temperature or snow melt is the factor determining the phenological development of alpenrose at this site.

Huge differences were observed between 1994 and 1995 as regards the opening of floral buds (stage 1). At the Val d'Arpette, a delay of some 20 days was observed in 1995 compared to 1994. At Belalp, the delay was about 15 days.

No correlation was found between the sum of the mean daily temperatures measured in the soil and the mean phenological stages. This could be explained by the fact that soil temperature depends on the time at which the plots are free of snow. Indeed, the first plot to be free of snow is also the one in which soil temperature increases earliest.

On the other hand, curves of the sum of the mean daily temperatures as a function of the mean phenological stage show a correlation between floral development and air temperature, at canopy level as well as at 2 m above the ground (FIG. 2). However, as temperatures measured at canopy level showed greater variations than those measured at 2 m above the ground, we used only the latter for the correlation analyses. These variations may be due to the heterogeneity of microclimatic and micromorphological conditions (air flow, rocks…) prevailing close to the soil surface, and thus inducing differences in air temperature according to the position of the probe in each plot.

The curves of figure 2 are almost linear ($r^2 > 0.93$) if we consider phenological stages 1 to 12. On the other hand, for stages 13 to 16, concerning the maturation of fruits, they diverge noticeably from a straight line and thus cannot be analysed with linear regression methods.

We compared the results of years 1994 and 1995 for all alpenroses at the same site, as well as comparing results from the two sites studied (FIG. 3). At each site the differences of slope and elevation (i.e. the value of the y intercept) of the regression lines of the years 1994 and 1995 are statistically not significant (Arpette slope F test: $F0.05(1), 7,88 = 2.13 > 0.02$ with $p > 0.25$; Arpette elevation F test: $F0.05(1), 7,95 = 2.11 > 1.083$ with $p > 0.25$; Belalp slope F test: $F0.05(1), 5,66 = 2.37 > 2.135$ with $0.05 < p < 0.1$; Belalp elevation F test: $F0.05(1), 5.76 = 2.35 > 1.479$ with $0.1 < p < 0.25$). On the other hand, the differences observed between the two sites are statistically significant (slope F test: $F0.05(1), 13.154 = 1.79 < 10.344$ with $p < 0.0005$; elevation F test: $F0.05(1), 13.95 = 1.83 < 29.805$ with $p < 0.0005$). This could be ascribed to the existence of two ecotypes with different phenological behaviour. With the respective regression lines we obtain an elevation (corresponding to the start of the phenological development) of 198.51 °C and a slope of 34.63 for the Val d'Arpette, and an elevation of 176.46 °C and a slope of 29.39 for Belalp.

Source : MNHN

In an interannual comparison by site, the results obtained differ between Belalp and the Val d'Arpette. At Belalp, all the individuals behaved similarly in 1994 and in 1995, as no significant difference (1994 slope F test: F0.05(1), 2.33 = 3.32 > 2.722 with 0.05 < p < 0.1; 1994 elevation F test: F0.05(1), 2.35 = 3.27 > 1.040 with p > 0.25; 1995 slope F test: F0.05(1), 2.33 = 3.32 > 2.089 with 0.1 < p < 0.25; 1995 elevation F test: F0.05(1), 2.35 = 3.27 > 0.742 with p > 0.25) was observed (B1; TAB. I). By contrast, significant differences (1994 slope F test: F0.05(1), 3.44 = 2.84 < 9.637 with p < 0.0005; 1994 elevation F test: F0.05(1), 3,47 = 2.81 < 13.792 with p < 0.0005; 1995 slope F test: F0.05(1), 3.44 = 2.84 < 7.141 with 0.0005 < p < 0.001; 1995 elevation F test: F0.05(1), 3.47 = 2.81 < 14.434 with p < 0.0005) were observed in the Val d'Arpette in the slope of the regression line as well as in its elevation (TAB. I). Thus we can observe three phenological groups in 1994. The first group (A2) with a south to south-eastern exposure shows a low value for the slope of the regression line (31.98) and a high value of the sum of the mean daily temperatures at the start of flowering time (242.37 °C). The second group (A1) with an eastern exposure shows a high value for the slope of the regression line (37.03-38.31) and a low value of the sum of the mean daily temperatures at the start of flowering time (167.89-171.35 °C). The third group (A3) with an intermediate exposure (south-east) shows a slope of the regression line similar to the one of the first group (31.39) and an intermediate value of the sum of the mean daily temperatures at the start of flowering time (231.33 °C) which is significantly different from the two other groups. It seems very likely that there could be a correlation between exposure and the phenological development of the alpenrose, characterized by a decrease of the slope of the regression line and an increase of the sum of the mean daily temperatures at the start of flowering time as the aspect changes from east to south. However, results for the year 1995 do not support this hypothesis. Not only were only two phenological groups observed (A1, A2), but the slope of the regression line increases as exposure changes from east (slope = 33.18-33.46) (A1) to south (slope = 41.10) (A2). We are still unable to explain these interannual differences and more data are obviously necessary, such as daily observations of floral development, and from other exposures, (for example the northern one) which are in progress.

CONCLUSIONS

Both in the Val d'Arpette and at Belalp our results show that the phenological development of the flowering time of *R. ferrugineum* L. is closely related to air temperature. In this respect, it can be observed that the relation between the development of inflorescences and the sum of the mean daily temperatures has a linear function. Despite very different climatic conditions from year to year, as was the case for 1994 and 1995 this function stays statistically similar. It is possible to quantify this relationship and thus use the alpenrose as an extremely useful monitoring tool as an indicator of climatic warming (THEURILLAT *et al.*, 1998). Nevertheless it is not yet possible to extend the results obtained to other regions owing to the likely existence of ecotypes, as these could explain the differences observed between the two sites studied. However, phenology appears to be a promising tool to assess the impact of climate change on plant growth and development at the subalpine/alpine ecocline - as was recently emphasized elsewhere (e.g. DEFILA, 1991; FITTER *et al.*, 1995; HUNTER & LECHOWICZ, 1992; KRAMER, 1994; LECHOWICZ & KOIKE, 1995; MOLAU, 1993; MOORE, 1995).

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are very grateful to Mrs. J. WARRILLOW for revising their translation, and to the Swiss National Science Foundation for the financial support (project FNRS 5001-35341).

REFERENCES

DEFILA, C., 1991.– Pflanzenphänologie der Schweiz. Veröff. *Schweiz. Meteorol. Anstalt,* 50: 1-235.

ESTABROOK, G. F., WINSOR, J. A., STEPHENSON, A. G. & HOWE, H. F., 1982.– When are two phenological patterns different? *Bot. Gaz.,* 143: 374-378.

FITTER, A. H., FITTER, R. S. R., HARRIS, I. T. B. & WILLIAMSON., M. H., 1995.– Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in central England. *Funct. Ecol.,* 9: 55-60.

HUNTER, A. F. & LECHOWICZ, M. J., 1992.– Predicting the timing of budburst in temperate trees. *J. Applied Ecol.,* 29: 597-604.

KRAMER, K., 1994.– Selecting a model to predict the onset of growth of Fagus sylvatica. *J. Applied Ecol.,* 31: 172-181.

LECHOWICZ, M. J. and KOIKE, T., 1995.-. Phenology and seasonality of woody plants: An unappreciated element in global change research? *Can. J. Bot.,* 73: 147-148.

MOLAU, U., 1993.– Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. *Arctic Alpine Res.,* 25: 391-402.

MOORE, D. M., 1995.– Opening time by degrees. *Nature,* 375: 186-187.

THEURILLAT, J.-P., FELBER, F., GEISSLER, P., GOBAT, J.-M., FIERZ, M., FISCHLIN, A., KÜPFER, P., SCHLÜSSEL, A., VELLUTI, C., WILLIAMS, J. & ZHAO, G.-F., 1998.– Sensitivity of plant and soil ecosystems of the European Alps to climate change. *In*: Cebon, P., U. DAHINDEN, D. IMBODEN & C. JÄGER (eds.). *Climate and Environment in the Alps.* MIT Press, Boston.

ZAR, J. H., 1984.– *Biostatistical analyses.* Prentice Hall, New Jersey: 718 p.

Source : MNHN

Source : MNHN

TRIBUNES

"THE BOTANICAL SURVEY OF SCOTLAND (1899-1904)": L'INFLUENCE FRANÇAISE SUR UN PROJET INACHEVÉ

John C. BARTHOLOMEW

26 Braid Farm Road, Edinburgh, EH10 6LF, Écosse, UK.

Cette note rend hommage à Robert SMITH, un jeune et brillant botaniste écossais de la fin du siècle dernier, mort prématurément en 1900 à l'âge de vingt-six ans.

Naturaliste enthousiaste, il avait acquis une connaissance exceptionnelle des sciences naturelles, et surtout en botanique. Après ses études universitaires à Dundee, encouragé par son Professeur, Patrick GEDDES (qui devait devenir un des précurseurs de l'étude de l'environnement), il partait pour une année à Montpellier, qui était déjà un centre d'avant-garde de recherches botaniques. Il y fut l'adjoint du Professeur Charles FLAHAULT, à la fois sur le terrain et au laboratoire, pour les recherches botaniques et forestières de France.

Il retourna ensuite en Écosse pour s'attaquer au **"Botanical Survey of Scotland".** Hélas, il ne put faire que deux cartes pilotes, publiées juste avant sa mort. Mais, l'importance de son labeur fut immédiatement reconnue, et inspira son frère, William, pour compléter les recherches botaniques pour deux autres cartes de ce projet.

Patrick GEDDES continua à être le catalyseur de ce travail, en encourageant un botaniste belge, Marcel HARDY, qui avait aussi séjourné à Montpellier, à venir en Écosse pour y compléter sa synthèse de la distribution de la végétation des Highlands Écossais. Pour la publication des cartes botaniques, Patrick GEDDES s'était tourné vers son ami et collègue, John George BARTHOLOMEW (mon grand-père), déjà reconnu pour l'introduction de teintes hygrométriques pour décrire le relief sur les cartes topographiques à échelle réduite, et l'innovation de cartes thématiques.

Un demi-siècle plus tard, le doyen de la cartographie suisse, le Professeur Edouard IMHOF atteignit la perfection de la représentation du relief des terrains accidentés des Alpes, et son système fut adopté par le Service Topographique de la Suisse. À ce titre et très justement, Edouard IMHOF présida au Comité de Rédaction de **"l'Atlas de la Suisse".**

Ces quelques lignes de rappel historique montrent que l'Europe scientifique, dans le domaine de la Cartographie de la Végétation notamment, était une réalité déjà bien vivante il y a quelque cent ans en arrière…

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN

Source : MNHN

LA FORÊT DOMANIALE DE GRANDE CHARTREUSE : L'OFFICE NATIONAL DES FORÊTS PARTENAIRE DE LA COMMUNAUTÉ SCIENTIFIQUE

André PROCHASSON

ONF, 9 quai Créqui, F-38026 Grenoble Cedex.

À partir du cas concrêt de la Forêt Domaniale de Grande Chartreuse, massif "effleuré" lors de la quatrième journée du Colloque sur la "Végétation et sols de montagnes : diversité, fonctionnement et évolution", la présente communication propose quelques réflexions sur la gestion multifonctionnelle d'un ensemble d'espaces naturels, forestiers et pastoraux. Nous montrerons à travers quelques exemples, qu'en montagne l'objet du présent colloque est au cœur des préoccupations du forestier. Cependant, celui-ci doit intervenir au quotidien sur de nombreux types de milieux qu'il lui est essentiel de caractériser en termes de "station", donc de sols et végétation. Par ailleurs, nous montrerons qu'un établissement public, tel que l'Office National des Forêts, en l'occurrence le Service Départemental de l'Isère, est gestionnaire "d'espaces complexes" et se trouve impliqué dans un vaste réseau de compétences dont les synergies sont seules garantes d'une gestion durable des multiples écosystèmes.

LA FORET DOMANIALE DE GRANDE CHARTREUSE

Dès les premiers contacts avec la Chartreuse, massif préalpin calcaire situé au nord de Grenoble, on perçoit la diversité écologique et paysagère de cette région. L'histoire de ce massif forestier est liée étroitement à celle du Monastère de Grande Chartreuse. Les moines chartreux ont depuis 1 084 intensément façonné le paysage. Aujourd'hui, outre 2 700 ha de forêts communales, l'O.N.F. gère la forêt domaniale de Grande Chartreuse (8 400 ha), un des fleurons du patrimoine régional, qui constitue une mosaïque. La révision de l'aménagement de cette forêt domaniale permettra d'illustrer notre propos.

L'AMÉNAGEMENT FORESTIER, UNE APPROCHE MULTIFONCTIONNELLE DU MILIEU DANS L'ESPACE ET DANS LE TEMPS

Après l'analyse détaillée des stations forestières et des peuplements... l'aménagiste définit à long et très long terme, les objectifs assignés à la forêt (exemple, 150 ans pour produire un sapin ou épicéa de qualité...). Il établit ensuite un guide de gestion sur le moyen terme forestier (10 à 20 ans) qui fixe les actions à mettre en œuvre dans l'espace et dans le temps pour atteindre ces objectifs : coupes, travaux et autres interventions, sources de recettes et causes de dépenses... reprises en bilan financier.

Ainsi dès 1996, l'O.N.F. a entrepris la révision de l'aménagement de la forêt domaniale de Grande Chartreuse, étude à clore le 31 décembre 2001, date d'expiration de l'actuel aménagement. Pour une telle forêt, le champ de l'étude se doit d'être exhaustif. Les contraintes et les fonctions se cumulent, l'une d'elles pouvant prédominer. Mais le plus souvent, il y aura convergence des approches écologiques, cynégétiques, sylvicoles, pastorales, sociales, économiques... Pour illustrer comment le forestier se préoccupe de diversité, du fonctionnement et de l'évolution des végétations, quelques exemples seront pris dans cette forêt domaniale.

TYPOLOGIE DES STATIONS ET SYLVICULTURE

Le catalogue de stations pour les massifs préalpins calcaires de Chartreuse et chaînons entre Jura et Savoie est en cours d'étude par le Laboratoire des Écosystèmes Alpins à Grenoble (G. PACHE, R. MICHALET). Diverses communica-

Source : MNHN

tions du présent Colloque rendent compte de certains aspects scientifiques plus particuliers (phytoécologie, hydromorphie et acidification des sols, etc.).

Une typologie de stations n'est pas seulement un "catalogue" de connaissances. C'est un outil indispensable pour nommer les "objets" gérés ou étudiés, notamment en matière de comportement des essences forestières. Une telle approche doit répondre à certains problèmes spécifiques. Ainsi, dans ce massif où dominent le sapin et l'épicéa, comment préserver la richesse que constituent les feuillus précieux, tant sur les plans biologique et génétique, que sur le plan économique. Pérenniser cette richesse nécessite des interventions sylvicoles, encore mal définies. Il en va ainsi des formations à érable sycomore, *Acer pseudoplatanus*. La régénération y est difficile quand elle n'est pas abroutie par les ongulés ! Comment assurer la pérennité de ces peuplements ? Comment les actuels peuplements d'érables se sont-ils installés ? Quels sont les déterminismes de l'érable ondé ? Pour répondre à ces questions, la typologie des stations constituera une aide très utile au diagnostic et à la décision du forestier. Mais en outre, terrain, archives et bibliographie conduisent le forestier à prendre en compte la dynamique de la végétation pour comprendre le fonctionnement de ces formations à érables.

DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION : COMPRENDRE LE PASSÉ POUR MIEUX PRÉVOIR LE FUTUR...

Rassemblons quelques éléments de bibliographie, de terrain ou d'archives. Différents auteurs, CHEVALLIER & COUAILHAC, 1983, 1991, ou BROSSIER, 1957, 1977 (ancien chef de Centre O.N.F. à Grenoble), montrent l'ampleur des exploitations forestières, notamment par les moines chartreux "maîtres de forges" à partir du XVII^{e} siècle jusqu'à la confiscation de leurs biens par l'État en 1792. Sur le terrain, les peuplements d'érables jeunes se rencontrent dans des formations post-culturales ou dans des trouées de chablis.

Différentes recherches forestières en montagne et surtout les travaux typologiques (notamment ceux de MICHALET, 1995) montrent l'importance des trois facteurs, hydrique (humidité atmosphérique en particulier) thermique et trophique. On est donc conduit à comparer l'érable sycomore et l'épicéa commun, qui est lui aussi un pionnier supportant le froid du montagnard supérieur ou du subalpin. Le semis d'épicéa sur une souche en décomposition illustre une situation plus favorable à ces trois facteurs.

Le froid ne serait-il donc pas alors le facteur limitant la régénération en érable ? Ainsi, les sylvofacies à érable sycomore en Chartreuse nous amènent à formuler l'hypothèse suivante. Dans ces milieux montagnards froids et très arrosés (2 000 mm/an), les actuels peuplements d'érables se seraient installés dans une forêt très ouverte. Aussi, les difficultés actuelles de régénération en érables - et en épicéas souvent associés - pourraient trouver une solution par une meilleure prise en compte du facteur thermique ou photométrique sous un couvert forestier excessif. Des ouvertures judicieusement dimensionnées et orientées permettraient d'agir sur le bilan thermique et donc sur les bilans hydrique et hygrométrique, et permettraient la régénération en érables de ces peuplements, tout en préservant les sols humocalciques dans le cas de l'érablaie à *Phyllitis scolopendrium* et *Lunaria rediviva*.

Compte tenu de l'intérêt écologique de ces formations et de la longévité des érables, 300 à 500 ans (Flore forestière française), il est bon de créer quelques réserves biologiques, intégrales ou dirigées. Cependant, il convient de noter que ces érablaies sont en évolution constante. Ce serait une erreur de figer ces peuplements dans des musées en raison d'une vision fixiste de la nature. Dans le cadre de l'aménagement évoqué, un plan de gestion propre aux érablaies est envisagé pour pérenniser cette richesse, biologique, génétique, économique.

Aussi, connaître mieux ces formations, comprendre leur fonctionnement sont des objectifs à partager entre forestiers et chercheurs, botanistes, phytosociologues, biologistes, dendro- chronologues, historiens, géographes...

RELATIONS STATION/PRODUCTION

Une station forestière étant supposée homogène, prolonger un catalogue par la question - parfois considérée comme délicate - des relations station/production constitue la demande "naturelle" des forestiers. En effet, le contexte économique actuel interdit une gestion coûteuse. De plus en plus, les inventaires d'arbres en plein seront limités aux zones les plus productives et les inventaires statistiques aux grandes forêts telle la forêt domaniale de Grande Chartreuse. En complément de descriptions qualitatives des peuplements aussi objectives que possibles (inventaires typologiques), des indices de fertilité pour telle ou telle essence pourront-ils être des indicateurs "suffisants" pour prévoir les récoltes "matière et argent" ?

Les catalogues de stations pour le sud-Isère et la Chartreuse étant achevés, n'y aurait-il pas un terrain expérimental pour une première étude de productivité avec une large amplitude stationnelle ? En l'occurrence, l'inventaire statistique de la forêt domaniale de Grande Chartreuse lancé en 1997 pourrait aboutir à une base de données dendrométriques et stationnelles digne d'intérêt pour le chercheur...

BIOTOPE EN ÉVOLUTION : LE CAS DU TÉTRAS-LYRE

Le tétras-lyre est en régression depuis une vingtaine d'années. La cause principale semble être la fermeture du couvert végétal devenant moins favorable à la reproduction. En partenariat avec l'Office National de la Chasse et la Fédération Départementale des Alpagistes de l'Isère,

Source : MNHN

l'O.N.F. effectue des suivis de populations par comptage de mâles au chant ainsi que des suivis annuels de la reproduction par comptage des nichées au chien d'arrêt sur le massif de La Sure. Une expérimentation est en cours sur l'incidence de diverses actions (protection contre le bétail, débroussaillage) sur le niveau de reproduction, apprécié par la flore favorable au tétras-lyre. Le massif de La Sure est une des zones de référence pour le tétras-lyre dans les Alpes du Nord. L'Observatoire des Galliformes de Montagne, Groupement d'Intérêt Scientifique, suit ces travaux.

Cet exemple illustre un effet de la dynamique de la végétation qui pourrait menacer à terme le devenir d'une espèce animale sur un massif. Mieux connaître les causes et les conséquences pour mieux agir sur le milieu, et toujours mieux mettre en œuvre les fonds publics ad hoc.

DES ÉCOSYSTEMES AUJOURD'HUI RICHES EN ONGULÉS

Les ongulés avaient pratiquement disparu du massif de la Chartreuse, excepté le chamois qui subsistait en 1945 à l'état de relique. Le chevreuil fut réintroduit à partir de 1949, 1958 pour le cerf d'Europe et 1967 pour le mouflon de Corse. Après quelques décennies d'une gestion volontariste en vue d'accroître la richesse écologique du massif, ces populations ont atteint aujourd'hui des niveaux importants tandis que les plans de chasse ont augmenté progressivement mais insuffisamment. De telle sorte que dans certaines parcelles, la régénération naturelle des peuplements risque d'être compromise.

Un milieu où se côtoient de nombreux ongulés nécessite une prise en compte du long terme, une détermination dans les actions, ainsi que de la pédagogie et parfois… de la fermeté auprès de certains acteurs. Néanmoins, quelques aspects scientifiques, fondamentaux ou appliqués, doivent être approfondis :

- les impacts écologiques et économiques de ces ongulés sur la végétation (risque de régression de l'érable sycomore par abroutissement des semis, risque de disparition d'espèces végétales menacées)

- les interactions entre les espèces elles-mêmes (chamois et mouflon, et même cerf et chevreuil sur une même zone d'hivernage)

- le niveau optimum d'équilibre faune-flore selon la richesse de la station ou la sylviculture (voir méthode de l'Indice de Pression sur la Flore, CEMAGREF - ONF).

LES PÂTURAGES : UN MILIEU NATUREL À ÉTUDIER ET À MIEUX GÉRER

Les pâturages domaniaux couvrent 1 500 ha. Ils pourront être décrits grâce à l'inventaire typologique du CEMAGREF de Grenoble. La connaissance de leur état et de leur dynamique aboutira à la mise en place d'un plan de gestion - durable - en concertation avec les éleveurs et les autres partenaires pour les aspects touristiques, floristiques et faunistiques.

RICHESSES BIOLOGIQUES PARTICULIÈRES

Parmi les sites représentatifs d'une grande richesse biologique, la forêt de l'Aup du Seuil sera classée en réserve biologique domaniale intégrale. L'étude est en cours, mettant l'accent sur la dynamique quasi naturelle d'une pessière sur lapiaz, la dernière coupe remontant à 1951. Dans tous les cas, les études nécessaires à l'identification des sites principaux, à leur classement éventuel (inventaire des richesses biologiques), à la connaissance des évolutions possibles en l'absence totale ou partielle d'intervention, et à la définition des interventions possibles, incitent à une coopération renforcée entre scientifiques et gestionnaires.

CONCLUSION : PARTENARIAT ENTRE CHERCHEURS ET FORESTIERS

Dans un Département aussi contrasté que celui de l'Isère, le forestier est confronté à la nécessité de disposer d'outils pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes. Il se tourne alors vers le chercheur, ce que faisaient déjà des personnalités des Eaux et Forêts, tels MM. BROSSIER, FOURCHY, LAVAUDAN, ou encore MM. GOBERT et BARTOLI cités au cours de ce Colloque. Aujourd'hui, sans prétendre à la comparaison, cette "tradition" se perpétue.

Grâce au Professeur Paul OZENDA qui créa le Laboratoire de Botanique et d'Écologie montagnarde et l'orienta résolument vers l'étude approfondie des milieux forestiers alpins, les forestiers de l'Isère et des départements voisins (Savoies, Drôme, Hautes Alpes…) ont disposé d'interlocuteurs passionnés et d'une grande compétence.

Par ailleurs, depuis son arrivée en 1987 à l'Université Joseph Fourier, le Professeur Bernard SOUCHIER, par ses origines forestières, a pu être l'artisan d'un rapprochement fécond entre les chercheurs du Laboratoire des Écosystèmes Alpins et les forestiers, "ses frères". Une réflexion sur le "dépérissement forestier imputable aux pluies acides" croisait nos chemins, en Chartreuse déjà… Une première typologie de stations prit racines dans le sud-Isère, en partenariat technique avec le Centre Régional de la Propriété Forestière (CRPF), en partenariat financier avec le Fonds Forestier National et la Région Rhône Alpes, nos partenaires communs !

Pour conclure, le forestier doit gérer au quotidien des écosystèmes dans le long terme. Il doit donc anticiper pour mieux maîtriser. Il doit aussi informer, concerter les usagers, les associations de protection de la nature, et - au pre-

Source : MNHN

mier chef - les élus, élus propriétaires, élus décideurs des politiques à suivre et des financements associés, financements pour les interventions techniques, comme pour les recherches. Le forestier doit donc toujours mieux comprendre. Il lui faut s'adresser au chercheur et dans la mesure du temps disponible, s'impliquer dans le tissu de la recherche. Un véritable Partenariat entre Chercheurs et Forestiers s'impose…

BIBLIOGRAPHIE

BORNARD, A., 1992.– *Typologie de la végétation des alpages laitiers des Alpes du Nord.* Fiches techniques - CEMAGREF - INERM (Grenoble)/ GIS, Alpes du Nord.

BROSSIER, J., 1957.– *Cantonnement de Saint Laurent-du-Pont, notice descriptive.* Eaux et Forêt. Archives O.N.F.

BROSSIER, J. 1977. - Évolution des idées en matière forestière et conséquences sur la gestion des forêts alpines. *Revue Forestière Française*, 29 : 153-161.

CHEVALLIER, P. & COUAILHAC, M.J., 1983.– L'Administration des Eaux et Forêts dans le Département de l'Isère au XIX^{e} siècle : sauvegarde et reconstitution du patrimoine. Univ. P. Mendes-France, Centre de recherche d'histoire économique, sociale et institutionnelle : 273 p.

CHEVALLIER, P. & COUAILHAC, M.J., 1991.– *Les Dauphinois et leurs forêts aux XVII^{e} et XIX^{e} siècles*, Univ. P. Mendes-France, Centre de recherche d'histoire économique, sociale et institutionnelle : 199 pp.

LECLERC, D. 1994.– Les difficultés de la régénération naturelle de l'Épicéa commun dans les Alpes du Nord françaises, O.N.F., *Bulletin technique*, 27 : 17-26.

QUETZAL COMMUNICATIONS
ÉDITION SCIENTIFIQUE
CRÉATION GRAPHIQUE
CARTOGRAPHIE - PAO
28, rue des Cailloux
92110 Clichy
(1) 47.30.24.48

Ce numéro d'Écologie a été réalisé
par QUETZAL COMMUNICATIONS
pour la Société Française d'Écologie

Imprimé en France : Louis Jean 05003 Gap

BIBL.DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN

Source : MNHN

Source : MNHN